ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 93

1

ЯНВАРЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2008

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 93
№ 1—12

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
«НАУКА»
2008

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Главный редактор
Р. В. КАМЕЛИН

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*),
Н. В. Малышева (*отв. секретарь*), О. М. Афонина, Ю. В. Гамалей, П. Л. Горчаковский,
Ч. Джеффри (Лондон), С. Г. Жилин, В. С. Ипатов, М. Г. Пименов, И. Н. Сафронова,
И. И. Шамров, Г. П. Яковлев

Editor-in-Chief
R. V. KAMELIN

EDITORIAL BOARD

A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*),
N. V. Malysheva (*Secretary*), O. M. Afonina, Yu. V. Gamalej, P. L. Gorchakovsky,
Ch. Jeffrey (London), S. G. Zhilin, V. S. Ipatov, M. G. Pimenov, I. N. Safronova,
I. I. Shamrov, G. P. Yakovlev

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

И. О. Байтулин (Алма-Ата), Л. Ю. Буданцев (С.-Петербург),
Э. Ц. Габриэлян (Ереван), П. Г. Горовой (Владивосток),
З. В. Карамышева (С.-Петербург), Л. И. Малышев (Новосибирск),
Г. Ш. Нахуцришвили (Тбилиси), К. М. Сытник (Киев), Х. Х. Трасс (Тарту)

EDITORIAL COUNCIL

I. O. Baytulin (Alma-Ata), L. Yu. Budantsev (St. Petersburg),
E. Ts. Gabrielian (Yerevan), P. G. Gorovoy (Vladivostok),
Z. V. Karamysheva (St. Petersburg), L. I. Malyshev (Novosibirsk),
G. Sh. Nakhutsrishvili (Tbilisi), K. M. Sytnik (Kiev), H. H. Trass (Tartu)

Ответственный редактор номера **К. Л. Виноградова**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко.* Технический редактор *В. В. Шиханова*
Корректоры *О. М. Бобылева*, *Ф. Я. Петрова* и *Е. В. Шестакова*
Компьютерная верстка *О. В. Никитиной*

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 92, № 12: 25.12.2007.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 21.12.2007. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 15.8. Уч.-изд. л. 18.6. Тираж 398 экз. Тип. зак. № 1819. С 291

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал».
www.naukaspb.spb.ru, телефон (812)328-62-91

Первая Академическая типография «Наука», 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

© Российская академия наук, 2008 г.
© Редколлегия «Ботанического журнала» (составитель), 2008 г.

УДК 582.28/29 : 581.526.45(477.61)

© О. В. Надеина

ЛИШАЙНИКИ ПРОВАЛЬСКОЙ СТЕПИ (УКРАИНА)

O. V. NADYEINA. THE LICHENS OF THE PROVAL'E STEPPE (UKRAINE)

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины
01601 Украина, Киев, ул. Терещенковская
Тел. 38-044-2396785
Факс 38-044-2355248
E-mail: ol_ok4@mail.ru

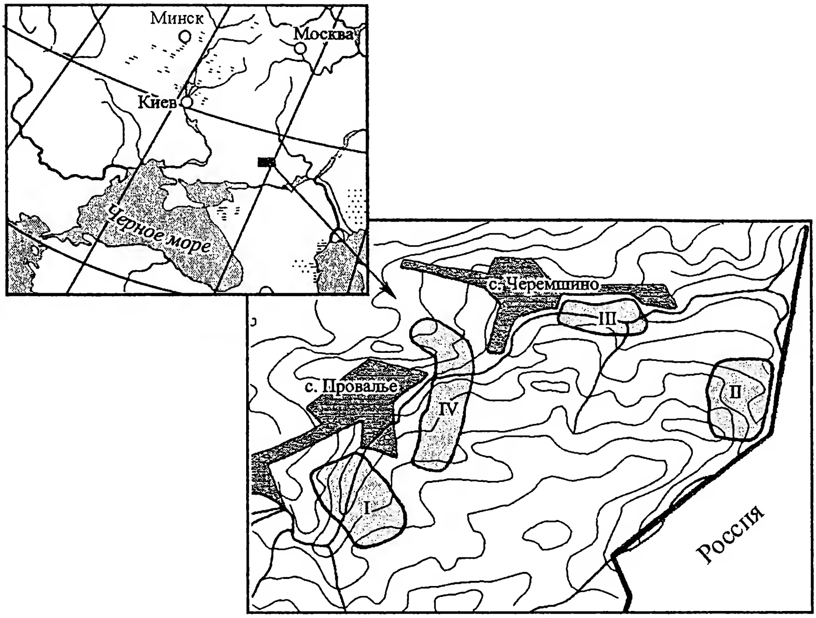
Поступила 29.06.2006
Окончательный вариант получен 24.05.2007

Приведены данные о 103 видах лишайников и 7 видах лихенофильных грибов Провальской степи, из которых 55 видов являются новыми для этой территории. Впервые для Украины отмечен *Endococcus rugulosus* Nyl., указываются виды, новые для равнинной части Украины, ее степной зоны и Донецкого кряжа. Отмечена роль лёссовидной корки как приемлемого субстрата для формирования лишайникового покрова.

Ключевые слова: лишайники, лихенофильные грибы, Провальская степь, систематическая структура, субстрат.

Провальская степь находится в окрестностях с. Провалье Свердловского р-на Луганской обл. (Украина) на границе с Ростовской обл. (Россия), преимущественно по верховьям рек Деревечка и Верхнее Провалье (Лавренко, 1930). Эта территория лежит в пределах северного макросклона Донецкого кряжа (Фисуненко, Жадан, 1994; Заповідники.., 1999) и принадлежит к Донецкому округу луговых, разнотравно-типчаково-ковыльных и петрофитных степей, растительности каменистых выходов и широколиственных лесов (Геоботанічне.., 1977). Выходы пород представлены песчаниками и сланцами каменноугольного возраста. Ландшафт Провальской степи складывается из грядово-ложбинного рельефа с сильно расчлененной ямами и балками поверхностью, а также разнообразного растительного покрова. Климат более континентальный по сравнению с климатом западной части кряжа и более влажный, чем в соседних равнинно-степных регионах (Заповідники.., 1999).

Урочища Провальской степи с более или менее сохранившимися природными степными ценозами включают Калиновский, Грушевский участки и Королевские Скалы (см. рисунок). Калиновский участок (230 м над ур. м.) состоит из разнотравно-типчаково-ковыльной степи и байрачной дубравы, расположенных на водоразделе между балками Большое Провалье и Калиновской; это наиболее лесистая часть Провальской степи. Для Грушевского участка (150 м над ур. м.) характерны разнотравно-типчаково-ковыльные и каменистые степи на водоразделе между р. Большое Провалье и балкой Грушевской. В настоящее время Калиновский и Грушевский участки входят в состав заповедника «Провальская степь» (общей площадью 1607.57 га) — филиала Луганского природного заповедника (Кондратюк и др., 1988; Заповідники.., 1999). Геологический памятник природы Коро-



Месторасположение Провальской степи.

I — Калиновский участок, II — Грушевский участок, III — Королевские Скалы, IV — окрестности с. Провалье.

левские Скалы представляет собой мощные пласты каменноугольных песчаников высотой 80—100 м и байрачный лес у подножия. Вместе с соседними скальными выходами Грушевского участка здесь сформировались специфические микроклиматические условия, способствующие сохранению редких видов растений (Геологические.., 1987).

Природные урочища Провальской степи, ценные в ботаническом отношении, значительно шире современных границ заповедника «Провальская степь». С первых лет существования этого заповедника высказывалась идея о расширении границ заповедных участков, а также присоединении к ним части территории целинных пастбищных угодий в прилегающей Ростовской обл. и организации межгосударственного украинско-российского степного заповедника «Провальская степь» (Ткаченко и др., 1979). В настоящее время работа в этом направлении продолжается (Борозенец и др., 1999).

Лихенобиота Провальской степи изучена слабо. Сведения о лишайниках этой территории имеются только в работе В. Р. Масловой (1979), где в соответствии с современной номенклатурой приводится 55 видов, из которых 30 — впервые для Донецкого кряжа, и 1 вид — *Aspicilia caesiocinerea* — для Украины.

Цель нашей работы заключалась в инвентаризации лихенобиоты Провальской степи, выявлении и интерпретации ее особенностей.

Материалы и методика

Материалом для данной статьи послужили собственные сборы лишайников с территории Провальской степи на Калиновском и Грушевском участках, Королевских Скалах и в окрестностях с. Провалье (см. рисунок), сделанные во время экспедиции в июле 2005 г. (около 200 полевых пакетов), а также коллекция лишайников Л. Неживой, собранная в 2000 г. (около 20 полевых пакетов). Идентификация материала проводилась по методике, принятой в лихенологии (Окснер, 1974). Названия таксонов приводятся согласно S.Ya. Kondratyuk et al. (1998), объем родов и семейств — с учетом последнего выпуска «Outline of Ascomycota» (Eriksson, 2006).

Результаты и их обсуждение

На основании обработки собственных материалов с учетом литературных данных составлен список лишайников и лихенофильных грибов Провальской степи, включающий 110 видов (103 вида лишайников и 7 видов лихенофильных грибов) (см. Список), которые относятся к 51 роду, 20 семействам и 7 порядкам аскомицетов.

СПИСОК ЛИШАЙНИКОВ ПРОВАЛЬСКОЙ СТЕПИ

Условные обозначения к списку лишайников: # — вид, приведенный В. Р. Масловой (1979), но не найденный нами; I — Калиновский участок, II — Грушевский участок, III — Королевские Скалы, IV — окрестности с. Провалье, Л — лес, С — степь; * — вид, новый для заповедника; ** — новый для Донецкого кряжа; *** — новый для степной зоны Украины; **** — новый для равнины Украины; ***** — новый для Украины.

#*Acarospora cervina* A. Massal.; **A. fuscata* (Nyl.) Arnold II-C, IV-C; *****A. oligospora* (Nyl.) Arnold III-C, IV-C; *A. veronensis* A. Massal. I-C, II-C, IV-C; *Amandinea punctata* (Hoffm.) Coppins et Scheid. I-Л и С, II-C, III-Л и С, IV-Л и С; #*Anaptychia ciliaris* (L.) Körb. ex A. Massal.; *Aspicilia caesiocinerea* (Nyl. ex Malbr.) Arnold I-C, II-C; #*A. cinerea* (L.) Körb.; ***A. contorta* (Hoffm.) Krempelh. II-C, III-C, IV-C; #*A. recedens* (Taylor) Arnold; *A. reticulata* Krempelh. ap. Arnold I-C, II-C, III-C; *Bellemerea cupreoatra* (Nyl.) Clauzade et Cl. Roux I-C, II-C, III-C, IV-C; ***Bispora christiansenii* D. Hawksw. II-C; *Buellia badia* (Fr.) A. Massal. I-C, II-C; ***B. venusta* (Körb.) Lettau I-C, II-C; *****Caloplaca albolutescens* (Nyl.) H. Olivier I-C, II-C, III-C; ***C. cerina* (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr. III-C; ***C. cerinella* (Nyl.) Flagey IV-C; ***C. crenulatella* (Nyl.) H. Olivier II-C, III-C, IV-C; **C. decipiens* (Arnold) Blomb. et Forssell III-C; *C. holocarpa* (Hoffm. ex Ach.) Wade III-Л и С, IV-Л и С; ***C. grimmiae* (Nyl.) H. Olivier II-C, III-C; ***C. lactea* (A. Massal.) Zahlbr. I-C; **C. lobulata* (Flörke) Hellbom II-C, III-C, IV-C; *****C. raesaenenii* Bredk. III-C; *****C. transcaspica* (Nyl.) Zahlbr. II-C; **Candelariella aurella* (Hoffm.) Zahlbr. I-C, II-C, III-C, IV-C; ***C. coralliza* (Nyl.) H. Magn. II-C, III-C; *C. vitellina* (Hoffm.) Müll. Arg. I-C, II-C, III-Л и С, IV-C; *C. xanthostigma* (Ach.) Lettau I-Л, III-C, IV-Л и С; #*Catillaria chalybaea* (Borrer) A. Massal.; ****Cercidospora macrospora* (Uloth) Hafellner et Nav.-Ros. II-C, III-C; *Cetraria steppae* (Savicz) Karnef. I-C, IV-C; #*Cladina arbuscula* (Wallr.) Hale et W. L. Culb subsp. *arbuscula*; *Cladonia coniocraea* (Flörke) Vain. II-C; **C. convoluta* (Lam.) Anders I-C, II-C, IV-C; *C. fimbriata* (L.) Fr. I-C, II-C; *C. foliacea* (Huds.) Willd. I-C, IV-C; *C. furcata* (Huds.) Schrad. I-C; ****C. hungarica* (Arnold) Vain. I-C, II-C, III-C, IV-C; ***C. pocillum* (Ach.) Grognot I-C, III-C; *C. pyxidata* (L.) Hoffm. I-C, II-C; *C. rangiformis* Hoffm. I-C; #*C. subulata* (L.) F. Weber ex F. H. Wigg.; ****Collema tenax* (Swartz) Ach. em. Degel. II-C; *Dermatocarpon miniatum* (L.) Mann. II-C; ***Dimelaena oreina* (Ach.) Norm. II-C; ***Diploschistes muscorum* (Scop.) R. Sant. IV-C; #*D. scruposus* (Schreb.) Norman;

**_Endocarpon pusillum_ Hedw. II-C; ***_Endococcus propinquus_ (Körb.) D. Hawksw. II-C; *****_End. rugulosus_ Nyl. I-C, II-C, III-C, IV-C; _Evernia prunastri_ (L.) Ach. I-Л; #_Hypohymnia physodes_ (L.) Nyl.; _Lecanora argopholis_ (Ach.) Ach. I-C, II-C, III-C, IV-C; _L. carpinea_ (L.) Vain. I-Л, IV-Л; _L. crenulata_ Hook. I-C, II-C, IV-C; **_L. dispersa_ (Pers.) Sommerf. I-C, III-C; **_L. hagenii_ (Ach.) Ach. I-Л, II-C, III-C, IV-Л и C; _L. lithophylla_ (Wallr.) Oxner II-C, III-Л, IV-Л; _L. muralis_ (Schreb.) Rabenh. I-C, II-C, III-C, IV-C; **_L. rupicola_ (L.) Zahlbr. I-C, II-C, III-C, IV-C; *_Lecidea fuscoatra_ (L.) Ach. II-C, IV-C; _Lecidella elaeochroma_ (Ach.) Choisy IV-C; ***_Lepraria lobificans_ Nyl. II-C, III-Л, IV-C; ****_Lichenostigma cosmopolites_ Haf. et Calatayud II-C; ****_Lichenothelia convexa_ Henssen I-C, II-C, III-C, IV-C; **_Lobothallia radiosa_ (Hoffm.) Hafellner I-C, II-C; _Melanelia glabratula_ (Lamy) Essl. subsp. _fuliginosa_ III-Л; ***_Micarea prasina_ Fr. I-Л, II-Л; ***_Muellerella pygmea_ (Körb.) D. Hawksw. I-C, II-C, III-C; _Neofuscelia pulla_ (Ach.) Essl. I-C, II-C, III-C; **_N. pokornyi_ (Zahlbr.) Essl. I-C, IV-C; _Parmelia sulcata_ Taylor IV-C; ***_Phaeophyscia ciliata_ (Hoffm.) Moberg III-Л; **_P. nigricans_ (Flörke) Moberg II-C, III-Л и C, IV-C; _P. orbicularis_ (Neck.) Moberg I-Л, II-C, III-Л и C, IV-Л и C; _Physcia adscendens_ (Fr.) H. Olivier I-Л, II-C, III-Л и C, IV-Л и C; #_P. aipolia_ (Ehrh. ex Humb.) Fürnr.; _P. caesia_ (Hoffm.) Fürn. I-Л и C, II-C, IV-C; _P. stellaris_ (L.) Nyl. III-C, IV-C; _P. tenella_ (Scop.) DC. II-Л; _Physconia distorta_ (With.) J. R. Laundon III-Л; ***_P. enteroxantha_ (Nyl.) Poelt I-Л, III-Л; #_Placopyrenium trachyticum_ (Hazsl.) Breuss in Nimis et Poelt; _Pleurosticta acetabulum_ (Neck.) Elix et Lumbsch IV-Л; _Polysporina simplex_ (Davies) Vĕzda I-C, II-C, III-C, IV-C; _Porpidia cinereoatra_ (Ach.) Hertel et Knoph I-C, II-C, III-C; **_P. crustulata_ (Ach.) Hertel et Knoph I-C, II-C, III-C, IV-C; *_Protoblastenia rupestris_ (Scop.) J. Steiner II-C; #_Ramalina calicaris_ (L.) Fr.; **_R. capitata_ (Ach.) Nyl. II-C, III-C; **_R. farinacea_ (L.) Ach. I-Л; **_R. fastigiata_ (Pers.) Ach. IV-Л; _R. polymorpha_ Ach. III-C; **_Rhizocarpon distinctum_ Th. Fr. I-C, II-C, IV-C; _Rh. geographicum_ (L.) DC. ap. Lam. et DC. I-C, II-C, III-C, IV-C; **_Rinodina bischoffii_ (Hepp.) A. Massal. I-C; **_R. pyrina_ (Ach.) Arnold II-C, III-C, IV-Л и C; _Saccomorpha uliginosa_ (Schrad.) Hafellner II-C, III-C, IV-Л и C; _Sarcogyne privigna_ (Ach.) A. Massal. IV-C; **_Scoliciosporum chlorococcum_ (Stenh.) Vĕzda IV-Л и C; ****_Staurothele rufa_ (A. Massal.) Zschacke II-C, IV-C; **_Trapelia coarctata_ (Sm.) Choisy IV-C; **_Verrucaria muralis_ Ach. I-C, III-C, IV-C; _V. nigrescens_ Pers. II-C, III-C, IV-C; _Xanthoparmelia somloensis_ (Gyeln.) Hale I-C, II-C, III-C; _Xanthoria parietina_ (L.) Th. Fr. II-C, III-Л и C, IV-Л и C; **_X. polycarpa_ (Hoffm.) Rieber II-C, IV-C.

Преобладают семейства _Physciaceae_ (17 видов), _Lecanoraceae_ (14), _Teloschistaceae_ (13), _Cladoniaceae_ (11), _Parmeliaceae_ (9), _Hymeneliaceae_ и _Verrucariaceae_ (по 7), _Acarosporaceae_ (6) и _Ramalinaceae_ (5). Доминируют роды _Caloplaca_ и _Cladonia_ (по 11 видов), _Lecanora_ (8), _Aspicilia_ (6), _Physcia_ и _Ramalina_ (по 5). Можно предположить, что наличие среди доминирующих семейств _Physciaceae_, _Lecanoraceae_, _Teloschistaceae_, _Verrucariaceae_, _Ramalinaceae_ и родов _Caloplaca_ и _Ramalina_ указывает на связи изученной лихенобиоты со Средиземноморьем. Меньшее влияние на формирование лишайникового покрова Провальской степи оказали лихенобиоты лесной зоны Голарктики (семейства _Cladoniaceae_, _Parmeliaceae_, род _Cladonia_) и Средней Азии (семейства _Hymeneliaceae_ и _Acarosporaceae_, роды _Aspicilia_ и _Acarospora_) (Голубкова, 1983; Ходосовцев, 1999).

Из приведенных видов 1 — _Endococcus rugulosus_ — новый для Украины; 7 — новые для равнинной части Украины (_Acarospora oligospora_, _Caloplaca albolutescens_, _C. raesaenenii_, _C. transcaspica_, _Lichenostigma cosmopolites_, _Lichenothelia convexa_, _Staurothele rufa_); 17 — для степной зоны Украины; 48 — для Донецкого кряжа; 55 видов лишайников оказались новыми для Провальской степи (см. Список).

Большинство видов на территории Провальской степи (53 вида) являются редкими и имеют 1—2 местонахождения. Среди них есть как редкие виды в целом (*Aspicilia maculata*, *Caloplaca grimmiae*, *C. raesaeneni*, *C. transcaspica*, *Endocarpon pusillum* и некоторые др.), так и виды, широко распространенные за пределами территории Провальской степи (*Caloplaca cerina*, *Cladonia rangiformis*, *Lecidella elaeochroma*, *Parmelia sulcata*, *Pleurosticta acetabulum*, *Trapelia coarctata*, *Micarea prasina* и др.). Редкая встречаемость таких видов, как *Caloplaca decipiens*, *C. lactea*, *Collema tenax*, *Dermatocarpon miniatum*, *Rinodina bischoffii*, связана со слабой представленностью свойственных для них экотопов в Провальской степи. Сюда относятся базофильные виды лишайников, произрастающие на специфических субстратах.

11 видов лишайников, приведенных В. Р. Масловой (1979), преимущественно обычных (*Acarospora cervina*, *Aspicilia cinerea*, *Hypogymnia physodes*, *Physcia aipolia*, *Placopyrenium trachiticum*), а также редких для степной зоны (*Anaptychia ciliaris*, *Aspicilia recedens*, *Catillaria chalybaea*, *Cladonia sylvatica*, *C. subulata*, *Ramalina calicaris*) не были найдены нами на территории исследования.

Всего на участках Провальской степи выявлено 110 видов лишайников и лихенофильных грибов, из них только 78 видов отмечено на территории заповедника «Провальская степь» — 49 видов на Калиновском участке и 63 вида на Грушевском. На Грушевском участке, где распространены только степные ценозы, а байрачные леса отсутствуют, видовое разнообразие лишайников оказалось наибольшим, причем преобладающее большинство видов отмечено только на лёссовидной корке. Немного меньше лишайников (52 вида) собрано на каменистых гривках, холмах, байрачных лесах и одиночных деревьях в окрестностях с. Провалье (49 видов на степных участках и 13 в лесных). Это, вероятно, связано с умеренным использованием степных каменистых склонов для выпаса, вследствие чего здесь низкий травостой, что способствует существованию ряда эпигейных и эпилитных видов (на грунте и на мелких камешках между дернинами). На Калиновском участке произрастает большая часть байрачных лесов и также представлены степные ценозы, но здесь встречается только 49 видов лишайников (41 и 11 видов на степных и лесных участках соответственно). Видовое разнообразие лишайников этого участка меньше из-за высокого травостоя, более развитого кустарникового покрова и наличия «незрелого» леса (представлены в основном молодые экземпляры деревьев). Почти аналогичная ситуация на участке Королевские Скалы, где отмечено 50 видов (42 и 15 видов на степных и лесных участках соответственно). Причина невысокого разнообразия лишайников, вероятно, в том, что урочище Королевские Скалы подвержено рекреационной нагрузке — здесь находится детский лагерь у подножия, а байрачный лес используется как место отдыха.

Подытоживая, можно отметить достаточно обедненный видовой состав лишайников байрачных лесных массивов на территории Провальской степи — от 10 до 15 видов лишайников, в то время как на каменистых степных участках встречается от 41 до 62 видов. Вероятно, это обусловлено недостаточностью увлажнения и отсутствием в байрачных лесах на участках Провальской степи разновозрастных древостоев, которые бы занимали значительные территории. В таких лесах складываются условия, необходимые для развития ряда видов эпифитных лишайников. Возможно, при уменьшении антропогенного вмешательства и в дальнейшем при образовании древостоев старшего возраста здесь могут частично восстановиться байрачные леса, которые наблюдал на Донецком кряже Е. М. Лавренко (1926), и соответственно ассоциированная с ними биота.

Лишайники Провальской степи представлены четырьмя субстратными группами. Из них преобладают эпилитные виды (52 вида, или 47 %), менее представлены эпифитные (33 вида, или 30 %), эпигейные (18 видов, или 16 %) и группа лихенофильных грибов (7 видов, или 7 %). Несмотря на то что здесь отмечены лишайники-базофилы (18 эпилитных и 6 эпигейных видов), карбонатные выходы пород на территории Провальской степи отсутствуют. Базофильные лишайники встречаются на субстратах антропогенного происхождения со щелочной реакцией (бетон), а также на лёссовидном покрове, который в этом регионе имеет ограниченное распространение (а именно мы обнаружили только 2 точки — на Грушевском участке и на южном склоне Королевских Скал). В литературе описано явление формирования в условиях сухого степного или пустынного климата карбонатной корки (имеющей лёссовидный габитус) на выходах силикатных пород (Лавренко, 1930). Таким образом, процессы физического выветривания (ветровой эрозии) способствуют образованию специфических субстратов для лишайников в виде лессовидной корки. Этот субстрат наряду с обнажающимися рядом породами (силикатные песчаники и сланцы) является более предпочитаемым для заселения лишайниками. Морфоскульптура и карбонатность лёссовидной корки способствуют формированию видового разнообразия лишайников, отличного от силикатной лихенобиоты. К примеру, только для одной точки на лёссовидной корке Грушевского участка отмечено 42 вида лишайников, для большинства из которых это местонахождение было единственным в Провальской степи. Таким образом, можно допустить, что наличие базофильных видов лишайников в Провальской степи связано с физико-географическими процессами антропогена, а не с выходящими на поверхность породами карбона.

В Провальской степи представлены выходы силикатных пород (песчаники и сланцы), однако ацидофильных эпилитных лишайников на этой территории не намного больше, чем базофильных (29 эпилитных и 12 эпигейных видов). Такая же закономерность свойственна и для всего северного макросклона Донецкого кряжа, где преобладающей породой выступают силикатные песчаники и сланцы, а карбонатные выходы (песчаники, сланцы, известняки) имеют совсем незначительное распространение. Из 172 видов лишайников, известных в настоящее время для северного макросклона Донецкого кряжа, ацидофильные и базофильные эпилитные и эпигейные лишайники представлены одинаковым числом видов — по 45.

Резюмируя, можно отметить, что территория Провальской степи перспективна для лихенологических исследований как флористического направления (возможность находок, представляющих значительную флористическую новизну), так и экологического (использование территории Провальской степи как модельного участка для наблюдений за динамикой и особенностями формирования лишайникового покрова). Относительно последнего мы считаем, что особо интересные данные могут быть получены при расширении территории заповедника «Провальская степь».

Благодарности

Автор искренне благодарен научному руководителю С. Я. Кондратюку за ценные советы относительно написания данной статьи, А. Е. Ходосовцеву за помощь в идентификации некоторых таксонов, директору Луганского природного заповедника Т. В. Сове и сотрудникам филиала «Провальская степь» за всестороннюю поддержку во время проведения полевых исследований, а также Н. С. Голубковой и М. П. Андрееву за предоставленную возможность работы с гербарным материалом и литературой в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борозенец В. А., Ткаченко В. С., Профацук В. П. и др. Подробности о новых степных ООПТ (Из «Обоснования создания российско-украинского заповедника „Провальская степь"») // Степной бюллетень. 1999. № 3—4. (*http://ecoclub.nsu.ru/books/Step-34/new-oopt.htm*)

Геоботанічне районування Української РСР. Київ, 1977. 343 с.

Географічна енциклопедія України / Під ред. О. М. Маринича. Київ, 1989. Т.1. 416 с.

Геологические памятники Украины. Справочник-путеводитель. Киев, 1987. 156 с.

Голубкова Н. С. Анализ флоры лишайников Монголии. Л., 1983. 248 с.

Заповідники і національні природні парки України (ред. кол. Шевчук В. та ін.). Київ, 1999. 232 с.

Лавренко Е. М. Леса Донецкого кряжа // Почвоведение. 1926. № 3, 4. С. 25—42.

Лавренко Є. М. Деякі спостереження над корою звітрювання на Провальськім степу, в Донецькому кряжі // Тр. Науково-дослідної катедри грунтознавства. Харків, 1930. Т. 1. С. 87—98.

Кондратюк Е. Н., Бурда Р. И., Чуприна Т. Т. и др. Луганский государственный заповедник: Растительный мир. Киев, 1988. 188 с.

Маслова В. Р. Ліхенофлора Провальського степу // Інтродукція та акліматизація рослин на Україні. 1979. Вип. 15. С. 51—54.

Окснер А. М. Определитель лишайников СССР (морфология, систематика и географическое распространение). Л., 1974. Вып. 2. 283 с.

Ткаченко В. С., Чуприна Т. Т., Бакланов О. В. Заповідник «Провальський степ» (сучасний стан і завдання наукових досліджень) // Укр. бот. журн. 1979. Т. 36. N 4. С. 352—356.

Фисуненко О. П., Жадан В. И. Природа Луганской области. Луганск, 1994. 233 с.

Ходосовцев О. Є. Лишайники причорноморських степів України. Київ, 1999. 236 с.

Eriksson O. E. Outline of Ascomycota. 2006. Myconet. Vol. 12. N 1. 82 p.

Kondratyuk S. Ya., Khodosovtsev A. Ye., Zelenko S. D. The second checklist of lichen forming, lichenicolous and allied fungi of Ukraine. Kiev, 1998. 180 p.

SUMMARY

110 lichen and lichenicolous fungi species are found to occur in the Proval'e Steppe. The prevailing families are *Physciaceae*, *Lecanoraceae*, *Teloschistaceae* and *Cladoniaceae*. A number of species are floristic novelties: *Endococcus rugulosus* Nyl. is new to Ukraine; 7 species are new to Ukrainian Plains (*Acarospora oligospora* (Nyl.) Arnold, *Caloplaca albolutescens* (Nyl.) H. Olivier, *C. raesaeneni* Bredk., *C. transcaspica* (Nyl.) Zahlbr., *Lichenostigma cosmopolites* Haf. et Calatayud, *Lichenothelia convexa* Henssen, *Staurothele rufa* (A. Massal.) Zschacke); 17 ones new to Ukrainian Steppe, 48 to Donetsk Upland and 55 to Proval'e Steppe. The most of lichen species have rare occurrence in Proval'e Steppe, and few species have wide distribution there. The low lichen species diversity in the forests is described and discussed. Saxicolous species prevail in Proval'e Steppe; epiphytic, terricolous species and licheniocolous fungi have much less occurrence. It is interesting that basophilic species take part in the forming of lichen cover on the rock and soil, while base-rich outcrops are missing in this area. Basophilic lichens occur on the anthropogenic substrates and on a base-rich dense cover, the latter being formed on the siliceous rock outcrops. The base-rich dense cover as suitable substrate for the forming of the lichen diversity is specially discussed.

УДК 630*232.11 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 1

© С. Р. Кузьмин, Е. А. Ваганов, Н. А. Кузьмина, Л. И. Милютин

ОСОБЕННОСТИ ТРАХЕИД ДРЕВЕСИНЫ У КЛИМАТИПОВ *PINUS SYLVESTRIS* (*PINACEAE*) В ГЕОГРАФИЧЕСКИХ КУЛЬТУРАХ

S. R. KUZ'MIN, E. A. VAGANOV, N. A. KUZ'MINA, L. I. MILYUTIN.
SPECIFICITY OF WOOD TRACHEIDS OF *PINUS SYLVESTRIS* (*PINACEAE*) CLIMATYPES IN THE PROVENANCE TRIAL

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок, 50, строение 28
Факс(3912)43-36-86
E-mail: institute@forest.akadem.ru

Поступила 22.12.2006
Окончательный вариант получен 11.04.2007

Анализ погодичной изменчивости анатомических признаков древесины у сосны обыкновенной разных климатипов показал, что трахеиды ранней древесины являются менее изменчивыми, чем поздней. Последние обладают большей чувствительностью к изменению климатических факторов. Между климатипами проявляются значительные различия по толщине и площади клеточной стенки ранней древесины. Эти признаки тесно связаны с географическими и климатическими условиями места происхождения климатипов. В пункте испытания географических культур у северных климатипов по сравнению с южными формируются более тонкостенные трахеиды.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris*, географические культуры, климатипы, годичные кольца, анатомическая структура, изменчивость.

В последние годы проводятся исследования ряда признаков, связанных с качеством древесины сосны обыкновенной в географических культурах (Jayawickrama et al., 1997; Черняев, Хмельницкий, 2000; Тарасова и др., 2002; Савва и др., 2002, 2003; Лацевич, 2003; Краснобаева, Митяшина, 2006). Такие структурные элементы, как радиальный размер трахеид, толщина и площадь клеточной стенки, площадь просвета клетки поздней и ранней древесины, являются важными показателями процессов адаптации, реакции на воздействие среды, генетической изменчивости (Антонова, 1999; Ваганов, Шашкин, 2000, и др.), но эти показатели еще слабо изучены.

В связи с этим поставлена цель — детально изучить анатомические элементы древесины у разных климатипов сосны обыкновенной, выращиваемых в географических культурах. Это позволяет выявить значимость признаков при оценке внутривидовой дифференциации и особенности формирования качества древесины у внутривидовых таксонов.

Материалы и методика

Объектами исследования анатомической структуры древесины служило потомство сосны обыкновенной разного происхождения, произрастающее на темно-серой лесной почве в 30-летних географических культурах Богучанского лесхоза Красноярского края. Исследуемые климатипы: пинежский Архангельской обл. и кандалакшский Мурманской обл. (северная тайга); плесецкий Архангельской обл. (средняя тайга); кяхтинский Бурятии (горные территории с суббореальным типом поясности, лесостепь); балгазынский Тувы и чемальский Алтая (горные территории с субаридным типом поясности, лесостепь); богучанский (местный климатип, южная тайга); енисейский Красноярского края (южная тайга).

ТАБЛИЦА 1

Характеристика климатипов

Климатип	Сохранность (доля от высаженных деревьев, %)	Средний диаметр дерева, см	Средняя высота дерева, м
Пинега	18	13.7	9.8
Кандалакша	21	10.5	9.2
Плесецк	59	9.9	11.4
Енисейск	24	12.8	10.5
Богучаны	33	11.7	11.7
Балгазын	44	10.7	11.1
Чемал	17	14.2	11.2
Кяхта	37	12.1	11.5

Керны древесины отбирались приростным буравом у 5 деревьев каждого климатипа на высоте 20 см от почвенного покрова. Отобранные деревья по таксационным показателям соответствовали среднему дереву климатипа. При отборе деревьев соблюдали принцип одинакового расстояния между модельными и соседними деревьями у всех климатипов. Основная таксационная характеристика климатипов представлена в табл. 1. Некоторые усредненные климатические данные мест происхождения климатипов представлены в табл. 2.

Для анатомического анализа использовался северо-западный радиус ствола. Подготовка препаратов для изучения анатомических признаков состояла из 3 основных этапов: 1) фиксирование и размягчение кернов; 2) получение срезов древесины (20 мкм) с помощью микротома; 3) окрашивание срезов древесины метиленовым голубым и закрепление препаратов в глицерине (Фурст, 1979).

Анатомические признаки (число клеток в ряду, ширина годичного кольца, радиальный размер трахеид, толщина клеточной стенки) исследовались у 10 годичных колец древесины (1994—2003 гг.) с помощью системы анализа изображения (Image-system). Состав комплекса: 1) микроскоп «Axioskop 20» (Карл Цейс, Германия); 2) видеокамера; 3) компьютер; 4) программное обеспечение «KS 300 Imaging System» (Карл Цейсс); 5) пакет специализированных программ полуавтоматического измерения радиальных размеров и толщины клеточных стенок трахеид («SuperMoment», «Lineyka», «ProcessorKR»). Программы созданы научным сотрудником Института леса им. В. Н. Сукачева П. П. Силкиным.

ТАБЛИЦА 2

Климатическая характеристика мест происхождения

Климатип	Географические координаты		Сумма температур >5 °С	Сумма осадков за вегетационный период, мм	Продолжительность вегетационного периода, дни	Средняя температура июля, °С
	северная широта	восточная долгота				
Пинега	64°45′	43°14′	854	300	85	15
Кандалакша	67°15′	32°33′	742	282	102	14.3
Плесецк	62°54′	40°24′	956	348	91	15.9
Енисейск	58°20′	93°00′	1233	265	105	18.4
Богучаны	58°39′	97°30′	1254	275	110	19
Балгазын	51°00′	95°12′	1243	350	101	17.6
Чемал	51°28′	86°00′	1465	405	119	18
Кяхта	50°27′	106°15′	1414	295	109	19.1

В каждом годичном кольце измерялись наружные размеры трахеид у 5 рядов клеток, при этом выбирались цельные ряды, которые представляли непрерывную последовательность трахеид на протяжении всего годичного кольца. Выбранные цельные ряды трахеид имели относительно одинаковый тангентальный диаметр, среднее значение которого составило 32 мкм. Тангентальный диаметр трахеид мало меняется в радиальном ряду клеток (Антонова, 1999), поэтому допустимо использование его среднего значения (Ваганов, Шашкин, 2000). Все измерения анатомических характеристик в годичном кольце нормировались к стандартному числу клеток — 30. Этот способ позволяет сравнивать годичные кольца с разным числом клеток в рядах. По нормированным трахеидограммам рассчитывались средние анатомических характеристик, анализировались кривые их распределения. Измерения усреднялись отдельно для ранней (первые 20 клеток) и поздней древесины годичного кольца (последние 10 клеток).

Расчет площади клеточной стенки (ПКС) и площади просвета клетки (ПП) проводился по следующим формулам (Vaganov et al., 2005):

$$\text{ПКС} = 2 \cdot \text{ТКС} \cdot (\text{ТД} + \text{РД} - 2 \cdot \text{ТКС}),$$

$$\text{ПП} = \text{РД} \cdot \text{ТД} - \text{ПКС},$$

где РД — радиальный диаметр, ТД — тангентальный диаметр, ТКС — толщина клеточной стенки.

Эти 2 анатомические характеристики отражают 3 базовых процесса сезонного формирования трахеид: накопление массы древесинного вещества, интенсивность синтеза предшественников клеточной стенки (площадь клеточной стенки) и напряженность ксилемного потока проведения воды и растворенных минеральных веществ (площадь люмена). Полученные данные обрабатывались в программах «Microsoft Office Excel» и «Statistica 6.0». Использовались статистические методы: корреляционный и кластерный анализ методом Уорда, критерий различия Стьюдента.

Помимо вычислений площади просвета клетки и ее стенки были сделаны вычисления индекса площади клеточной стенки (ИП) для ранней ($\text{ИП}_{\text{р. д.}}$) и поздней ($\text{ИП}_{\text{п. д.}}$) древесины (ИП = ПКС/ПП) (Бенькова, Бенькова, 2006). С помощью индекса клеточной стенки была рассчитана плотность древесины (ρ) по следующей формуле:

$$\rho = \rho_{\text{д. в.}} \cdot \text{ИП}/(\text{ИП} + 1),$$

где $\rho_{\text{д. в.}}$ — плотность древесинного вещества (Чудинов, 1984).

В ходе анализа климатипы были разделены на три группы: северные, южные и контрольные. В основе разделения климатипов лежит работа Л. Ф. Правдина (1964) о внутривидовых таксонах сосны обыкновенной. К северной группе отнесены климатипы: пинежский, кандалакшский и плесецкий, представляющие подвид — *Pinus sylvestris* subsp. *lapponica* Fries — «сосна северная лапландская»; к южной: кяхтинский, чемальский и балгазынский, представляющие подвид *P. sylvestris* subsp. *kulundensis* Sukachev — «сосна кулундинская». К контрольной группе отнесены енисейский и богучанский климатипы, представляющие, по Л. Ф. Правдину, подвид *P. sylvestris* subsp. *sibirica* Ldb. — «сосна сибирская».

Результаты и обсуждение

Анализ трахеид за 10 лет у 8 климатипов сосны обыкновенной в географических культурах показал, что меньшая индивидуальная изменчивость признаков трахеид наблюдается у ранней древесины по сравнению с поздней (табл. 3, 4). По всем признакам, за исключением площади просвета клетки поздней древесины, больший процент изменчивости выявлен у южных климатипов. В географическом аспекте более изменчивыми признаками являются толщина и площадь клеточной стенки ранней древесины; в поздней древесине более изменчивы радиальный размер и площадь просвета клетки.

Сравнительный анализ климатипов по менее изменчивым признакам трахеид поздней древесины (п. д.) показал, что по толщине клеточной стенки (ТКС$_{\text{п. д.}}$) различия наблюдаются в пределах группы северных климатипов. Кандалакшский климатип имеет наибольшие значения признака (5.3 мкм) и значительно отличается ($p < 0.001$) от плесецкого (4.6 мкм) и пинежского (4.4 мкм). Северная группа климатипов отличается от южной ($t = 3.07$, $p < 0.01$) и от контрольной группы ($t = 2.8$, $p < 0.01$) наименьшей толщиной клеточной стенки.

По площади клеточной стенки поздней древесины (ПКС$_{\text{п. д.}}$) наблюдаются различия между кандалакшским климатипом: с одной стороны, пинежским, плесецким и балгазынским климатипами; с другой — при высоком уровне значимости ($p < 0.001$). Длительный вегетационный период (102 дня) кандалакшского климатипа в месте его происхождения относительно остальных северных климатипов обеспечил у его потомства формирование более толстой клеточной стенки трахеид поздней древесины. Между группами климатипов различий по этому признаку не обнаружено.

Корреляционный анализ не выявил значимых связей между радиальным размером трахеид поздней древесины (РД$_{\text{п. д.}}$) и климатическими характеристиками места происхождения климатипов. Обнаружена достаточно высокая связь этого признака с сохранностью деревьев у потомств в пункте испытания ($r = -0.79$, $p = 0.02$), поэтому сравнительный анализ проводили у климатипов со сходными значе-

ТАБЛИЦА 3

Средние значения признаков трахеид ранней древесины

Климатип	РД		ТКС		ПКС		ПП	
	$\bar{x} \pm m$, мкм	V, %	$\bar{x} \pm m$, мкм	V, %	$\bar{x} \pm m$, мкм^2	V, %	$\bar{x} \pm m$, мкм^2	V, %
Пинега	34.5 ± 0.16	7	2.9 ± 0.02	8	350 ± 1.7	7	753 ± 5.3	10
Кандалакша	36.3 ± 0.20	8	2.8 ± 0.03	15	351 ± 2.6	10	810 ± 7.7	14
Плесецк	34.9 ± 0.26	10	3.0 ± 0.03	13	366 ± 2.3	9	750 ± 8.6	16
Северные	35.2 ± 0.13	9	2.9 ± 0.02	13	356 ± 1.3	9	771 ± 4.4	14
Енисейск	38.4 ± 0.32	8	3.3 ± 0.04	13	414 ± 3.3	8	814 ± 11.8	14
Богучаны	36.1 ± 0.26	10	3.0 ± 0.03	15	368 ± 2.4	9	787 ± 9.3	17
Контрольные	37.2 ± 0.18	10	3.1 ± 0.02	15	391 ± 2.1	10	800 ± 6.3	16
Балгазын	33.6 ± 0.46	14	3.5 ± 0.08	24	398 ± 5.4	14	677 ± 17.3	26
Чемал	35.4 ± 0.41	12	3.7 ± 0.05	12	442 ± 3.4	8	690 ± 12.9	19
Кяхта	35.3 ± 0.26	10	3.2 ± 0.04	18	381 ± 2.9	11	748 ± 9.9	19
Южные	34.7 ± 0.17	12	3.4 ± 0.03	20	406 ± 2.3	14	705 ± 6.2	22

Примечание. Здесь и в табл. 4: $\bar{x}$ — среднее значение, m — ошибка среднеарифметического значения, V — коэффициент изменчивости, РД — радиальный размер клетки, ТКС — толщина клеточной стенки, ПКС — площадь клеточной стенки, ПП — площадь просвета.

ТАБЛИЦА 4

Средние значения признаков трахеид, числа клеток и ширины годичного кольца поздней древесины

Климатип	РД		ТКС		ПКС	
	$\bar{x} \pm m$, мкм	V, %	$\bar{x} \pm m$, мкм	V, %	$\bar{x} \pm m$, мкм^2	V, %
Пинега	23.4 ± 0.48	21	4.4 ± 0.06	15	406 ± 6.3	16
Кандалакша	22.0 ± 0.43	19	5.3 ± 0.08	16	458 ± 7.7	17
Плесецк	20.1 ± 0.45	22	4.6 ± 0.09	19	398 ± 8.7	22
Северные	21.8 ± 0.27	22	4.8 ± 0.05	18	421 ± 4.7	19
Енисейск	22.4 ± 0.54	24	4.8 ± 0.07	16	428 ± 8.2	19
Богучаны	21.6 ± 0.51	24	4.8 ± 0.08	16	423 ± 8.0	19
Контрольные	22.0 ± 0.37	24	4.8 ± 0.05	16	425 ± 5.7	19
Балгазын	18.9 ± 0.45	24	5.1 ± 0.10	21	414 ± 9.8	24
Чемал	21.7 ± 0.52	24	5.0 ± 0.09	19	436 ± 9.6	22
Кяхта	21.1 ± 0.46	22	4.9 ± 0.09	17	428 ± 8.7	20
Южные	20.6 ± 0.28	24	5.0 ± 0.05	19	426 ± 5.4	22

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Климатип	ПП		ЧК		ШГК	
	$\bar{x} \pm m$, мкм^2	V, %	$\bar{x} \pm m$, шт.	V, %	$\bar{x} \pm m$, мкм	V, %
Пинега	343 ± 12.2	36	86 ± 3.3	27	2677 ± 113.9	30
Кандалакша	245 ± 9.6	39	73 ± 2.5	24	2305 ± 81.6	25
Плесецк	245 ± 8.2	33	41 ± 2.0	34	1236 ± 63.0	36
Северные	277 ± 6.4	40	67 ± 2.2	40	2073 ± 71.4	42
Енисейск	290 ± 11.4	39	60 ± 2.4	29	1963 ± 76.9	28
Богучаны	269 ± 11.3	42	58 ± 1.7	21	1832 ± 63.6	25
Контрольные	280 ± 8.0	42	59 ± 1.5	25	1898 ± 50.1	26
Балгазын	190 ± 7.3	39	34 ± 1.1	22	977 ± 34.1	25
Чемал	259 ± 10.4	40	64 ± 4.1	45	1977 ± 125.1	45
Кяхта	248 ± 8.8	36	60 ± 3.0	35	1858 ± 103.3	39
Южные	232 ± 5.4	40	53 ± 2.0	47	1604 ± 65.9	50

Примечание. ЧК — число клеток в ряду годичного кольца, ШГК — ширина годичного кольца. Остальные обозначения, как в табл. 3.

ниями сохранности деревьев. Среди климатипов с одинаково небольшой сохранностью (17—24 %) установлены достоверные отличия: пинежский климатип отличается от кандалакшского и чемальского более крупным радиальным размером трахеид поздней древесины ($t = 2.37$, $p < 0.05$). По данному признаку выявлены существенные различия между выделенными группами климатипов. Южные климатипы отличаются от северных и от средних меньшим размером признака ($t = 3.17$, $p < 0.01$).

Площадь просвета клетки поздней древесины ($\text{ПП}_{\text{п. д.}}$) не имеет значимых корреляционных связей с климатическими характеристиками мест происхождения климатипов, а также с сохранностью деревьев в пункте испытания. Южные климатипы отличаются от северных ($t = 5.4$, $p < 0.001$) и от средних ($t = 4.9$, $p < 0.001$) меньшим размером этого признака.

Значительные различия между климатипами наблюдаются по структурным элементам ранней древесины. Радиальный размер трахеид ранней древесины ($\text{РД}_{\text{р. д.}}$)

является признаком, по которому выявлены достоверные различия между всеми 3 группами климатипов. Контрольная группа климатипов при высоком уровне значимости отличается от северных и южных бóльшими значениями признака ($t = 9.2$—10.0, $p < 0.001$). Небольшие различия наблюдаются между северными и южными климатипами ($t = 2.24$, $p < 0.05$), при этом у южных наблюдаются наименьшие размеры радиального размера клетки.

По площади просвета трахеид ранней древесины (ПП$_{\text{р. д.}}$) различий между климатипами значительно больше, чем в поздней древесине (18 при $p < 0.001$). Отмечается достоверная корреляция этого показателя с суммой осадков за вегетационный период ($r = -0.82$, $p = 0.02$). С уменьшением суммы температур и осадков размеры площади просвета клетки в ранней древесине увеличиваются. Все 3 группы климатипов отличаются между собой, при этом наименьшие размеры просвета характерны для южных климатипов (705 мкм). Различия достоверны при высоком уровне значимости ($p < 0.001$).

Число клеток в ряду годичного кольца (ЧК) и его ширина (ШГК) коррелируют с сохранностью деревьев ($r = -0.83$ при $p < 0.01$); с увеличением густоты стояния деревьев уменьшается площадь питания деревьев, что способствует уменьшению числа клеток и ширины годичного кольца. По числу клеток наблюдается большая изменчивость как в пределах каждой группы, так и между группами климатипов. Значимых корреляций с характеристиками места происхождения не обнаружено. Различий между отдельными климатипами много (19 из 28 при $p < 0.001$). Пинежский климатип (сохранность 18 %) достоверно отличается ($t = 4.14$, $p < 0.01$) от чемальского (сохранность 17 %) большей шириной годичного кольца. Кандалакшский климатип (сохранность 21 %) также отличается ($t = 3.04$) от енисейского (сохранность 24 %) большей шириной годичного кольца. Южные климатипы отличаются от северных ($t = 4.75$, $p < 0.001$) и контрольных ($t = 2.54$, $p < 0.02$) меньшим числом клеток, а северные отличаются от контрольных ($t = 2.94$, $p < 0.01$) бóльшим числом клеток. По ширине годичного кольца отличия аналогичные: южные климатипы отличаются от северных ($t = 4.83$, $p < 0.001$) и контрольных ($t = 3.55$, $p < 0.001$) меньшей шириной, а северные отличаются от контрольных ($t = 2.00$, $p < 0.05$) большей шириной годичного кольца.

Толщина и площадь клеточной стенки ранней древесины являются признаками, по которым наблюдается наибольшее число случаев достоверных различий между климатипами (20 и 24 соответственно при $p < 0.001$). Достоверной корреляции с сохранностью не наблюдается, отмечается корреляция с географической широтой места происхождения ($p < 0.05$). Выявлены корреляции с климатическими факторами мест происхождения климатипов: с суммой температур больше 5 °С ($p < 0.05$), с суммой осадков за вегетационный период ($p < 0.02$). Южные климатипы отличаются от северных ($p < 0.001$) и контрольных ($p < 0.001$) большей толщиной и площадью клеточной стенки, а северные от контрольных ($p < 0.001$) — меньшими параметрами признаков.

Расчет индексов площади клеточной стенки и плотности древесины показал, что южная группа климатипов достоверно отличается от двух остальных групп большей плотностью ранней и поздней древесины при $p < 0.05$ (табл. 5).

Исследования показали хорошую синхронность погодичной изменчивости признаков климатипов. По всем изученным признакам коэффициенты корреляции между климатипами варьируют от 0.62 до 0.81. Наибольшие коэффициенты наблюдаются по изменчивости ширины годичного кольца и числа клеток.

Максимальные различия между климатипами выявлены в год с оптимальными климатическими условиями (Kuz'min, 2006). В связи с этим сравнение ди-

ТАБЛИЦА 5

Средние значения плотности ранней и поздней древесины

Климатип	Плотность ранней древесины ($\rho_{р.\,д.}$), г/см^3	Плотность поздней древесины ($\rho_{п.\,д.}$), г/см^3
Пинега	0.485	0.830
Кандалакша	0.466	0.999
Плесецк	0.505	0.942
Енисейск	0.519	0.908
Богучаны	0.491	0.935
Балгазын	0.577	1.044
Чемал	0.601	0.957
Кяхта	0.523	0.966

намики анатомических признаков в годичном кольце проведено для 2002 г., вегетационный период которого был теплым (16.3 °C) и влажным (249 мм осадков за май—август). С помощью двумерных гистограмм сопоставлены нормированные к 30 клеткам ряды трахеид 2002 г., которые распределялись по радиальному размеру и толщине клеточной стенки. Эти признаки были выбраны из-за их меньшей изменчивости по сравнению с площадью просвета и клеточной стенки (рис. 1).

Гистограммы показывают, что у северной группы климатипов распределение происходит довольно четко, большинство клеток в ранней древесине попадает в один диапазон значений, соответствующий клеткам с радиальными размерами 35—40 мкм и толщиной стенки 2.5—3.0 мкм. В поздней древесине большинство клеток также попадает в определенный диапазон, соответствующий клеткам с радиальными размерами 20—25 мкм и толщиной 5.0—5.5 мкм. Это свидетельствует о низкой изменчивости размеров клеток у северной группы климатипов, а также об устойчивости их генетической программы, которая является причиной формирования у северной группы климатипов клеток с определенным диапазоном значений, что согласуется с теорией об историческом расселении вида с северо-запада (европейская часть России) на юго-восток (Mirov, 1967), и представляет северные климатипы нашего эксперимента как более древние.

У ю́жной группы климатипов наблюдаются 2 доминирующих диапазона значений в ранней древесине с одинаковыми радиальными размерами 35—40 мкм, но диапазон с бо́льшим числом клеток соответствует размерам клеточных стенок 2.5—3.0 мкм, второй диапазон соответствует клеточным стенкам 3.0—3.5 мкм. В поздней древесине распределение клеток по анатомическим признакам имеет равномерно рассеянную картину, что говорит о большой изменчивости признаков, обусловленной разной генетической реакцией потомств этих сосен к климатическим факторам в пункте испытания.

Для контрольной группы климатипов, так же как и для северной группы, характерен доминирующий диапазон значений в ранней древесине, но у них он отличается по радиальному размеру и соответствует клеткам с радиальными размерами 40—45 мкм и толщиной клеточной стенки 2.5—3.0 мкм. В поздней древесине также наблюдается наличие доминирующего диапазона, который совпадает с диапазоном северной группы климатипов и соответствует клеткам с радиальными размерами 20—25 мкм и толщиной 5.0—5.5 мкм. Следует отметить, что у южной группы в этом диапазоне не встречается ни одной клетки. Это связано с формированием

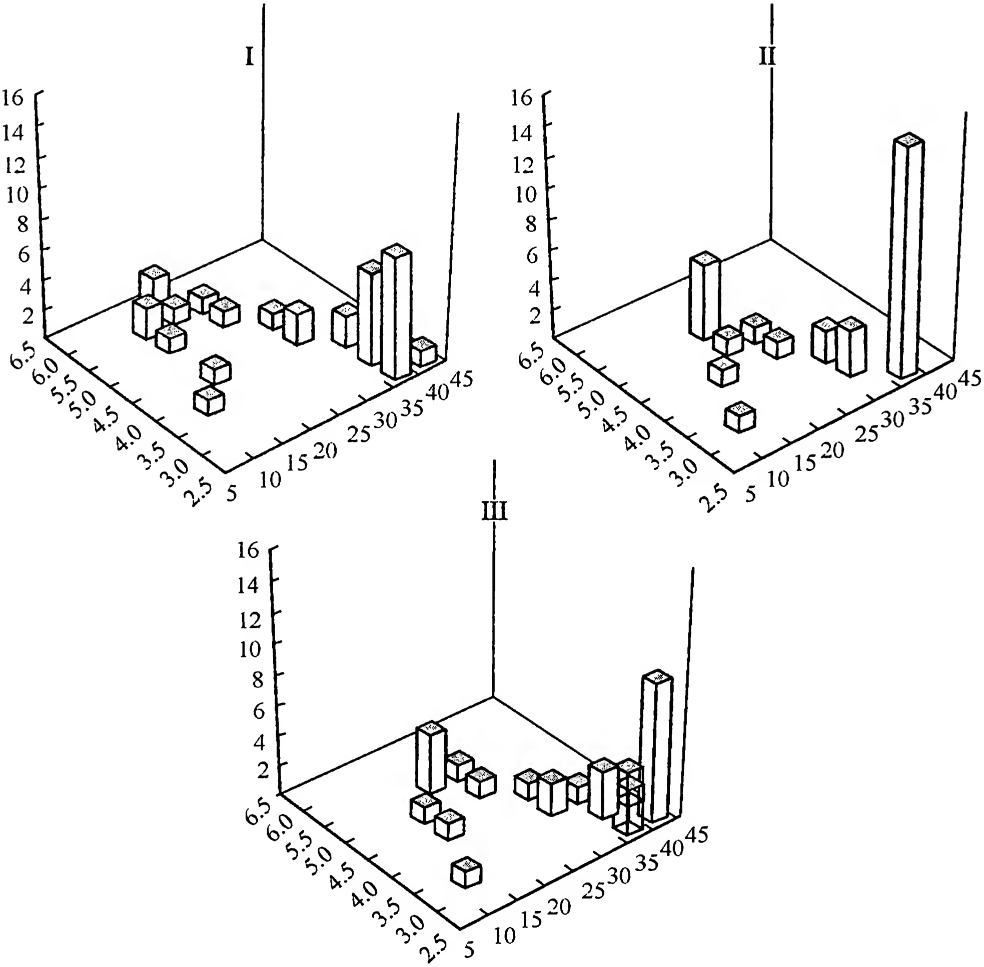


Рис. 1. Гистограммы распределения средних нормированных рядов трахеид по радиальному размеру клетки и толщине клеточной стенки у 3 групп климатипов.

По оси абсцисс (правая) — радиальный размер трахеид, мкм; по оси ординат (левая) — толщина клеточной стенки, мкм; по оси аппликат (вертикальная) — число клеток, шт. Группы климатипов: I — южная, II — северная, III — контрольная.

у южных климатипов толстостенных клеток, диапазон встречаемости которых имеет значение по толщине стенки более 5.5 мкм.

Особый интерес представляет реакция анатомической структуры поздней древесины на аккумуляцию внешних факторов среды за вегетационный период. При условиях избыточного увлажнения с июля по сентябрь у некоторых климатипов, чаще у южных, наблюдается эффект «ложного» кольца. Проявляется это явление в падении параметров площади клеточной стенки и одновременном возрастании площади люмена в поздней древесине (т. е. после того как просвет клеток и их радиальный размер уже начали уменьшаться, вновь идет увеличение просвета клеток, как в ранней древесине). На рис. 2 представлена средняя динамика развития площади просвета и площади клеточной стенки в поздней древесине в 1998 г. (сумма осадков с мая по июнь равна 77 мм, а с июля по август — 203 мм).

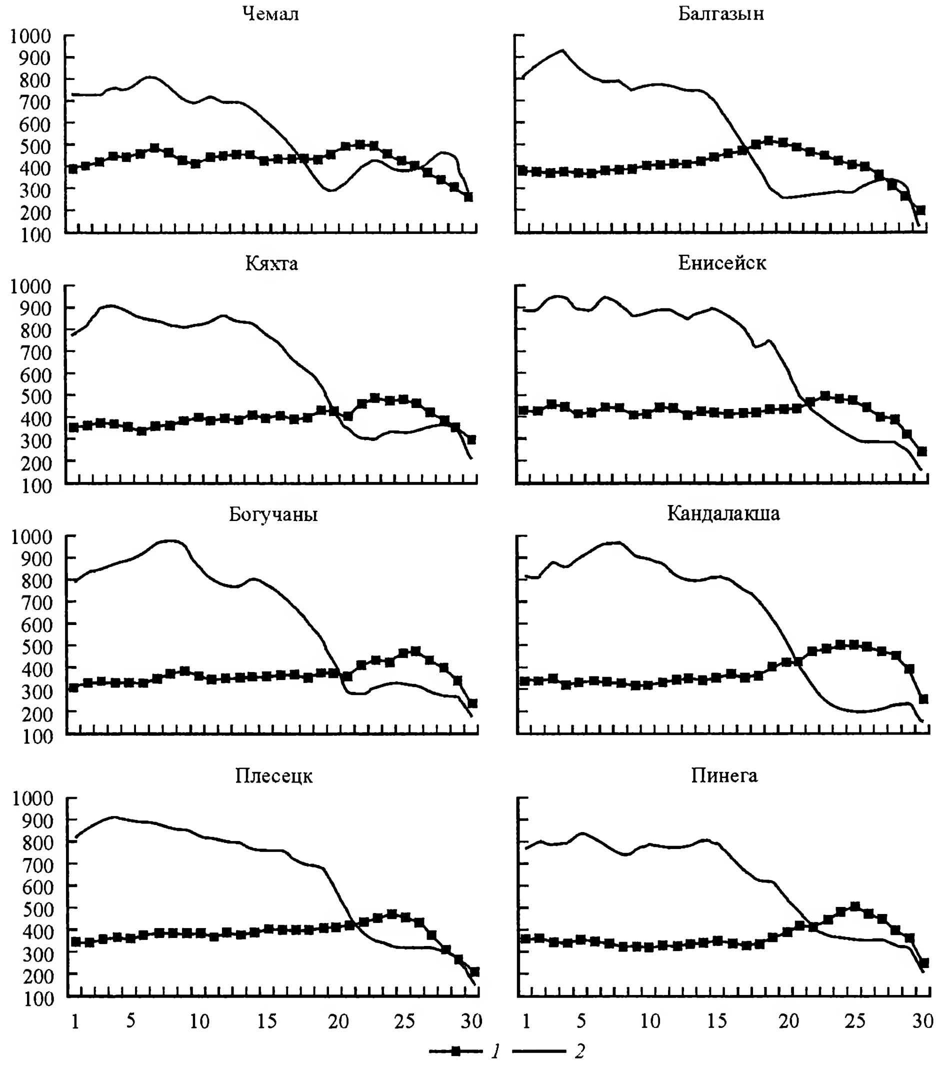


Рис. 2. Трахеидограммы площади клеточной стенки (*1*) и просвета клетки (*2*). По оси абсцисс — номер клетки в нормированном ряду, по оси ординат — площадь, мкм^2.

Проведен кластерный анализ (рис. 3) для 8 климатипов по анатомическим признакам, которые не коррелируют друг с другом и с сохранностью высаженных деревьев. К ним относятся: радиальный размер трахеид ранней древесины, толщина клеточной стенки ранней и поздней древесины. В результате анализа выделены 2 кластера. В первый кластер вошли 2 южных климатипа: чемальский и балгазынский. Второй кластер разделился еще на 2 кластера, один объединяет северные климатипы: плесецкий и пинежский; другой, наиболее представительный кластер, объединил климатипы из разных лесорастительных зон: кандалакшский из северной тайги, богучанский и енисейский из южной тайги и кяхтинский из лесостепи. Относительные расстояния между климатипами на диаграмме незначительные. Объясняется этот факт схожестью генетической изменчивости анатомических параметров, отражающей особенности места происхождения климатипов, которые

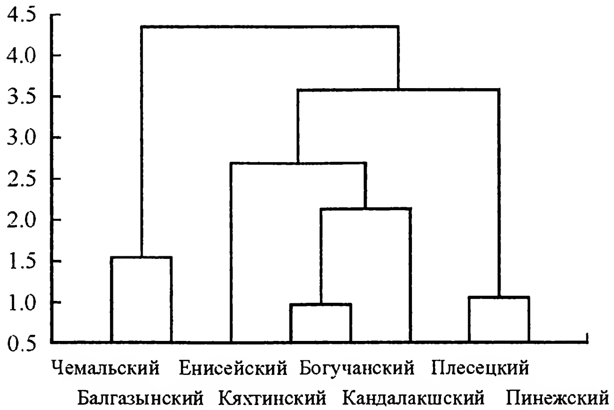


Рис. 3. Дендрограмма сходства по 3 анатомическим признакам (радиальному размеру клеток ранней древесины, толщине клеточной стенки ранней и поздней древесины).

По оси абсцисс — название климатипа, по оси ординат — евклидовые расстояния.

характеризуются относительно одинаковыми значениями продолжительности вегетационного периода (102—110 дней) и суммой осадков за вегетационный период (265—295 мм).

Таким образом, сравнительный анализ анатомических характеристик древесины разных по месту происхождения климатипов показал, что генетическая программа северных климатипов направлена на формирование тонкостенных, а южных — на формирование толстостенных клеток, что согласуется с литературными данными, отмечающими, что в направлении с юга на север у сосны обыкновенной наблюдаются изменения в составе метаболитов и запасных веществ (снижение их концентрации), приводящих к изменению интенсивности процесса ксилогенеза (Милютина и др., 2004). Устойчивые различия в анатомических характеристиках годичных колец между климатипами и синхронность их изменения по годам свидетельствуют, что исследуемые анатомические характеристики, отражающие особенности сезонного роста деревьев, контролируются как внешними факторами, так и внутренними. Внутренние, генетические факторы, обусловленные местом происхождения, определяют устойчивые отличия в радиальных размерах и толщине клеточной стенки, площади клеточной стенки и площади просвета между климатипами на фоне межгодовых различий, вызванных климатическими условиями. При этом часто отличия отмечаются в поздней древесине. Это хорошо согласуется с последними исследованиями дифференциальной активности генов, распределением гормонов и ассимилятов в камбии и зоне дифференцирующихся клеток в процессе их формирования (Uggla et al., 1996, 2001; Kirst et al., 2003; Schrader et al., 2003; Yang, Loopstra, 2005). Формирование вторичной клеточной стенки у трахеид поздней древесины занимает наибольший период времени и требует согласования в активности большого числа генов, контролирующих производство молекул целлюлозы, лигнина и других элементов клеточной стенки (Hertzberg et al., 2001; Somerville et al., 2004; Cosgrove, 2005). Очевидно, в формировании вторичной клеточной стенки поздней древесины можно ожидать наибольшего проявления тех наследственных признаков, которые закрепились при произрастании деревьев в местах происхождения (в нашем случае — в северной тайге и в условиях степной зоны). Наибольшие различия в анатомических характеристиках между климатипами наблюдаются в год с оптимальными климатическими условиями. Это согласуется с тем, что генетически закрепленные различия более отчетливо проявляются в условиях отсутствия лимитирования по внешним факторам, которое тем самым маскирует проявление генетических различий.

Заключение

Результаты исследований показывают, что характеристики трахеид ранней и поздней древесины могут служить показателями качества древесины внутривидовых таксонов сосны обыкновенной. Поздние трахеиды проявляют большую чувствительность к изменениям климатических факторов. Они четко отражают реакцию генотипа на погодные условия вегетационного периода в пункте испытания. Особенно они связаны с соотношением количества влаги в первой и второй половине вегетационного периода. С увеличением широты места происхождения климатипов наблюдается уменьшение толщины, площади клеточной стенки и плотности древесины. Для северных климатипов характерны небольшие параметры этих признаков и меньшая плотность древесины. У южных климатипов наблюдаются относительно крупные размеры признаков и бóльшая плотность древесины. Меньшая изменчивость признаков трахеид древесины северных климатипов говорит об их более древней и устойчивой генетической программе по сравнению с южными климатипами.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке государственной ведущей научной школы НШ-8208.2006.4, Красноярского краевого научного фонда (грант № 16G097), Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 06-04-48052, 07-04-00292-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антонова Г. Ф. Рост клеток хвойных. Новосибирск, 1999. 232 с.

Бенькова В. Е., *Бенькова А. В.* Особенности строения древесины северных популяций сибирских видов лиственницы // Лесоведение. 2006. № 4. С. 28—36.

Ваганов Е. А., *Шашкин А. В.* Рост и структура годичных колец хвойных. Новосибирск, 2000. 232 с.

Краснобаева К. В., *Митяшина С. Ю.* Дендроклиматологический анализ роста сосны обыкновенной в географических культурах // Лесоведение. 2006. № 4. С. 45—51.

Лацевич А. В. Изучение макроскопических признаков и плотности древесины второго поколения климаэкотипов сосны обыкновенной // Матер. III Междунар. конф. молодых ученых «Леса Евразии — Белые ночи». М., 2003. С. 105—107.

Милютина И. Л., *Судачкова Н. Е.*, *Семенова Г. П.* Особенности метаболизма сосны обыкновенной в различных лесорастительных зонах енисейского меридиана // Хвойные бореальной зоны. 2004. Вып. 2. С. 38—47.

Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М., 1964. 190 с.

Савва Ю. В., *Кузьмина Н. А.*, *Ваганов Е. А.* Чувствительность характеристик структуры годичных колец к изменению климатических условий у разных климатипов сосны // Экология. 2001. № 6. С. 400—408.

Савва Ю. В., *Ваганов Е. А.* Адаптация сосны обыкновенной к изменению климатических условий // ДАН. 2002. Т. 385. № 1. С. 135—138.

Савва Ю. В., Ваганов Е. А., *Милютин Л. И.* Влияние климатических условий Красноярской лесостепи на рост и структуру годичных колец сосны в условиях географических культур // Лесоведение. 2003. № 3. С. 3—14.

Тарасова В. В., Беньков А. В., Милютин Л. И. и др. Особенности радиального роста и дифференциации деревьев сосны обыкновенной в географических культурах // Лесоведение. 2002. № 5. С. 76—80.

Фурст Г. Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. М., 1979. 155 с.

Черняев М. В., Хмельницкий Б. С. Рост географических культур сосны обыкновенной в подзоне южной тайги // Экология Южной Сибири — 2000 год: Матер. Южно-Сиб. Междунар. науч. конф. студентов и молодых ученых. Красноярск, 2000. Т.1. С. 105—107.

Чудинов Б. С. Вода в древесине. Новосибирск, 1984. 270 с.

Cosgrove D. J. Growth of the plant cell wall // Nature Rev. Mol. Cell. Biol. 2005. N 6. P. 850—861.

Hertzberg M., Aspeborg H., Schrader J. et al. A transcriptional roadmap to wood formation // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2001. Vol. 98. P. 14 732—14 737.

Jayawickrama K. J. S., McKeand S. E., Jett J. B., Wheeler E. A. Date of earlywood-latewood transition in provenances and families of loblolly pine, and its relationship to growth phenology and juvenile wood specific gravity // Can. J. For. Res. 1997. Vol. 27. P. 1245—1253.

Kirst M., Johnson A. F., Bancom C. et al. Apparent homology of expressed genes from wood forming tissues of loblolly pine (*Pinus taeda* L.) with Arabidopsis thaliana // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2003. Vol. 100. P. 7383—7388.

Kuz'min S. R. Anatomic characteristics of tree rings of Scots pine climatypes in conditions of the provenance trial in south taiga. Abstracts of International Conference «Climate Changes and their Impact on Boreal and Temperate Forests». Ekaterinburg, 2006. P. 53.

Mirov N. T. The Genus Pinus. New York, 1967. 602 p.

Schrader J., Baba K., May S. T. et al. Polar auxin transport in the wood forming tissues of hybrid aspen is under simultaneous control of developmental and environmental signals // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2003. Vol. 100. P. 10096—10101.

Somerville C., Bauer S., Brininstool G. et al. Towards a systems approach to understanding plant cell wall // Science. 2004. N 306. P. 2206—2211.

Vaganov E. A., Hughes M. K., Shashkin A. V. Growth dynamics of conifer tree rings: an image of past and future environments. Berlin, Heidelberg, 2005. 343 p.

Uggla C., Magel E., Moritz T., Sundberg B. Function and dynamics of auxin and carbohydrates during earlywood/latewood transition in Scots pine // Plant Physiol. 2001. N 125. P. 2029—2039.

Uggla C., Moritz T., Sandberg G., Sundberg B. Auxin as a positional signal in pattern formation in plants // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1996. Vol. 93. P. 9282—9286.

Yang S., Loopstra C. A. Seasonal variation in gene expression for loblolly pine (*Pinus taeda*) from different geographical regions // Tree Physiology. 2005. N 25. P. 1063—1073.

SUMMARY

Anatomic characteristics of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) wood of different provenances in conditions of Priangarie provenance trial were studied. Tracheids of earlywood and latewood can serve the traits of wood quality identification among intraspecific taxons of Scots pine. The differences between northern and southern climatypes were revealed. The decrease of cell wall thickness, cell wall area and wood density are observed with the latitude increase of provenance place of origin. Small parameters of these traits are typical of the northern climatypes, large parameters are observed in the southern ones. Tracheids of latewood show a high sensitivity to changes of climate factors and reflect the genotype reaction to weather conditions of vegetation period in the place of trial. They are especially connected with the relation of water quantity in the first and second half of the vegetation period.

УДК 582.998 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 1

© И. Д. Илларионова

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ И АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ СЕМЯНОК ВИДОВ *LIGULARIA* (*ASTERACEAE*, *SENECIONEAE*)

I. D. ILLARIONOVA. MORPHOLOGICAL AND ANATOMICAL STRUCTURE OF ACHENES IN *LIGULARIA* SPECIES (*ASTERACEAE*, *SENECIONEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: ireneillar@yandex.ru
Поступила 10.05.2007

Проведено исследование морфологии, анатомии и ультраскульптуры поверхности семянок 65 видов и 2 гибридов рода *Ligularia*, относящихся к 7 секциям. Описаны варианты строения семянок, сделаны предположения об эволюционных преобразованиях структуры семянки и эволюции рода *Ligularia*.

Ключевые слова: *Asteraceae*, *Senecioneae*, *Ligularia*, анатомия, морфология, карпология, онтогенез, систематика, эволюция.

Представитель трибы *Senecioneae* род *Ligularia* Cass. содержит около 150 видов, распространенных в Евразии с центром разнообразия в Юго-Западном Китае.

Традиционно используемые в систематике рода морфологические признаки (Пояркова, 1961; Liu, 1989) во многих случаях не позволяют надежно разграничить таксоны и выявить их филогенетические связи. В настоящее время система рода не разработана.

Для выявления дополнительных диагностических признаков нами было предпринято исследование морфологии и анатомии семянок видов рода *Ligularia*. Строение плода обладает относительной консервативностью и проявляет незначительную изменчивость в пределах ареала вида. Для систематики сем. *Asteraceae* имеют значение форма и окраска семянок, число, степень выраженности и форма ребер, характер и расположение тканей в перикарпии, число проводящих пучков и секреторных каналов и другие признаки (Меликян, Мурадян, 1975; Pak, 1993; Илларионова, 1998; Сенников, Илларионова, 2001а, б; Sennikov, Illarionova, 2002, и др.).

В настоящее время в трибе *Senecioneae* подробно изучено морфолого-анатомическое строение семянок рода *Senecio* (Конечная, 1981; Jeffrey, Chen, 1984, и др.). Однако карпологические данные о других родах трибы весьма скудны, в литературе имеются сведения только об отдельных видах (Бойко, 1978, 1979; Конечная, 2003; Ханджян, Мхитарян, 1977; Pandey, Singh, 1982). Большая значимость анатомических и морфологических признаков семянок для систематики рода *Ligularia* была подтверждена нашими предыдущими исследованиями (Илларионова, 2002; Illarionova, 2003).

Материал и методика

Изучено анатомическое и морфологическое строение семянок 65 видов и 2 межвидовых гибридов рода *Ligularia*, относящихся к 7 секциям. По каждому виду были взяты семянки с 1—10 образцов.

Материал для исследования отобран из Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (MW), Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН

(MHA), Центрально-Сибирского ботанического сада СО РАН (Новосибирск, NS), Алтайского государственного университета (Барнаул, ALTB), Института ботаники им. М. Г. Холодного НАН Украины (Киев, KW), Биолого-почвенного института НАН Кыргызстана (Бишкек, FRU), Шведского музея естественной истории (Стокгольм, S), Института ботаники Академии наук Чешской Республики (Пругонице, PR), Института ботаники Китайской академии наук (Пекин, PE), Института биологии северо-западного плато (Китай, Синин, HNWP), а также собран в ботаническом саду Ботанического института им. В. Л. Комарова и в природе во время экспедиций по Киргизии и Алтайскому краю.

СПИСОК ОБРАЗЦОВ ИССЛЕДОВАННЫХ ТАКСОНОВ

(таксоны расположены согласно системе Liu (1989), с некоторыми дополнениями)

Sect. *Corymbosae* (Franch.) Hand.-Mazz. Ser. *Calthifoliae* S. W. Liu: *L. calthifolia* Maxim.: Дал. Восток, залив Св. Владимира, д. Веселый Яр, 1 VIII 1915, Т. П. Тордиев (LE); юж. Сихоте-Алинь, хр. Тачинчжан, мыс Столбовой, 17 VIII 1936, № 44, Б. Колесников (LE); Ю. Сихоте-Алинь, каменноберезник на южном склоне вершины горы Павлины, 18 IX 1946, П. Жудов (MW); Приморский край, Черуевский р-н, гора Облачная, 1800 м, 12 IX 1960, № 9998, Е. Егорова, В. Ворошилов (MHA); Приморский край, 65 км от пос. Ольги к Серафимовке, 27 IX 1968, № 103, В. Н. Ворошилов (MHA); *L. dentata* (A. Gray) Hara: Japonia, Yokohama, Hakone, 15/27 X 1862, Maximowicz (LE); China, Henan Prov., Yiyang Xian, N 21964, Kaifeng Normal College (PE); *L. hodgsonii* Hook.: Юж. Курилы, сев.-вост. берег о-ва Кунашир, в 10 км от пос. Тятино к Южно-Курильску, 24 VIII 1960, № 745, А. Шретер (LE); Japonia, Nippon, prov. Nambu, 1865, Tschonoski (LE); China, Sichuan Prov., Songpan Xian, N 7775, T. P. Wang (PE); *L. japonica* (Thunb.) Less: China, Ichang and immediate neighbourhood, V 1888, N 4390A, A. Henry (LE); Zhejiang Prov., Mt. Tienmushan, N 577, K. K. Tsoong (PE); *L. trichocephala* Pojark.: Ю. Сахалин, окр. г. Южно-Сахалинска, у д. Конумы, 8 VIII 1948, М. Г. Попов (LE); Insula Sagalien, in herbedis Sonaichar, 18 IX 1908, N 727, U. Faurie (LE); Sachalin australis, distr. Makarov, apud vulkanum paludosum Maguntan prope vicum Pugatschevo, 31 VIII 1968, V. Vasak (PR); **Ser. *Retusae* S. W. Liu:** *L. achyrotricha* (Diels) Ling: China, Shensi Prov., Taipaishan, on way from Fangyangszu to Eryaihai, 14 IX 1937, N 928, T. N. Liou, P. C. Tsoong (PE); *L. duciformis* (C. Winkl.) Hand.-Mazz.: China, Sichuan Prov., 1930, N 1753, W. C. Cheng (PE); *L. dux* (C.B. Clarke) Ling: China, Xizang, Milin, N 74-1973, Qinghai-Xizang Exped. (PE); Xizang, Milin,3200 m, 26 VIII 1974, N 26, Qinghai-Xizang Exped. (PE); *L. macrodonta* Ling: China, Kansu, Upper Kar Ching K'ou, near Old Taochow; alt. 3800 to 4300 m, 28—31 VIII 1923, N 866, R. C. Ching (LE); *L. purdomii* (Turrill) Chittenden: China, Qinghai, Jiuzhi, 19 VII 1998, N 1618 (HNWP); *L. retusa* DC.: Sikkim, 12000', 24 X 1875, N 25580, C. B. Clarke (LE); *L. xanthotricha* (Grüning) Ling: China, Shansi, Chiao-cheng distr., Pa-shui-ko-shan, c. 2000 m, 28 VIII 1924, N 7497, H. Smith (S); **Ser. *Lapathifoliae* S. W. Liu:** *L. amplexicaulis* Wall. ex DC.: N.-W. Himalaya, above Deroli Ganges valley, 10—12000 ft., 7 VIII 1883, N 826, J. Z. Dutha (LE); *L. cymbulifera* (W. W. Smith) Hand.-Mazz.: China, Yunnan, Degin Xian, Bai-mar-shan, A-tun-tze, 3000 m, IX 1935, N 69557, C. W. Wang (PE); the same locality, 3400 m, IX 1935, N 69507, C. W. Wang (PE); Yunnan, Chungtien Hapa, 3400 m, 14 IX 1937, N 13537, T. T. Yü (PE); Litang, 10 IX 1977, N 23589 (HNWP); *L. lapathifolia* (Franch.) Hand.-Mazz.: Yunnan, Kunming Municipality, Xi shan, between Taihua and Huating temples, 2100—2350 m, 24°58′ N, 102°38′ E, 31 VII 1984, N 1525, B. Bartholomew, D. E. Boufford, H. W. Li (MHA); *L. myriocephala* Ling ex S. W. Liu: China, Xizang, Cona, 28 VIII 1975, N 751777, Qinghai-Xizang Exped. (HNWP).

Sect. *Stenostegia* Pojark.: *L. altissima* Pojark.: Гиссарский хребет, южн. склон, бассейн р. Кондары (приток Варзоба), урочище Квак, 26 VI 1944, № 178/1139, А. И. Пояркова (LE); *L. karataviensis* (Lipsch.) Pojark.: урочище Тараша, 9-10000', 24 VI 1895, S. Korshinsky (LE); Алайский хребет, Ак-Басага, 30 VI 1901, Федченко (LE); Ферганская обл., Ошский уезд, р. Ясса, г. Джалу-Кара, 6 VI 1913, Н. Н. Тутурин (LE); между саем Ког-Карата и р. Ири-су, 17 VII 1931, № 203, О. Кнорринг, Л. Эмля (LE); Алайский хребет, урочище Тумалай, совхоз Кок-бель, 27 VIII 1934, Никитина (FRU); Таласский р-н, Киргизский хребет, верховье р. Нельды, 15 VI 1962, Судницина, Горбунова (FRU); Ошская обл., Ала-букинский р-н, Чаткальский хребет, Кассанское лесничество, р. Кочкор-Ата, 26 VI 1962, Судницина, Горбунова (FRU); Чаткальский хребет, верховья р. Касансай, 14 VI 1996, М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков, Г. А. Лазьков (FRU); Киргизия: Алайский хребет, сев. склон, долина р. Гульча, в 35 км южнее пос. Гульча, высота 2300 м, 39°56′ с. ш., 73°28′ в. д., 07 VII 2000, И. Илларионова (LE); левый берег р. Чаткал, перевал Чеп-Таш, 17 VII 2001, Г. Лазьков (LE); *L. kareliana* Stschegl.: Семипалатинская обл., Зайсанский уезд, горы Саур, перевал между р. Темур-су и р. Теректы, 27 VI 1907, В. и А. Резниченко (LE); *L. karataviensis* × *L. thomsonii*: Казахстан, Зап. Тянь-Шань, Таласский Алатау, заповедник Аксу-Джебоглы, ущелье Киш-Каинды, 2100 м, 11 VIII 1966, № 45, В. Павлов (LE); Киргизия, Алайский хребет, у перевала Талдык, высота 3600 м, 39°46′ с. ш., 72°10′ в. д., 07 VII 2000, И. Илларионова (LE); *L. narynensis* (Winkl.) O. et B. Fedtsch.: Киргизия, хр. Кунгей, в 9 км к западу от пос. Ак-Тюз, 2180 м, 42°53′ с. ш., 76°02′ в. д., 26 VII 2000, И. Илларионова (LE); вост. часть хр. Терскей-Алатау, перешеек Барскаун, высота 3650 м, 17 VIII 2000, И. Илларионова (LE); *L. robusta* (Ledeb.) DC.: Томская губерния, Бийский уезд, щебнистый склон в долине р. Кана, 26 VII 1913, № 2819, Н. И. Кузнецов, Т. К. Триполитова (LE); Алтай, Онгудайский р-н, долина р. Чуи, Белый Бом, 700 м, 22 VIII 1978, № 2141, И. Красноборов (LE); Алтай, Усть-Канский р-н, в 30 км от с. Усть-Кан по дороге на Усть-Коксу, бассейн р. Кырлык, 3 VIII 1984, М. Ломоносова (NS); *L. rumicifolia* (Drumm.) S. W. Liu: China, Tibet, Lhasa, 1 X 1961, N 1789, Tibetian group (PE); *L. schischkinii* Rubtz.: Семиреченская обл., Тарбагатай, у перевала Су-асу, 25 VII 1909, № 908, Р. Ю. Рожевиц (LE); *L. songarica* (Fisch.) Ling: Семиреченская обл.: Копальский уезд, окрестности Копала, 31 VII 1909, № 1921, В. И. Липский (LE); Пишпекский уезд, окр. с. Успенского, в пойме р. Чу, 17 VII 1916, № 969, Ю. и Т. Цинзерлинг (LE); Казах. ССР, Талды-Курганская обл., между Панфиловым и Алтын-Эмелем, к югу от пос. Коныролен, 18 VIII 1979, № 89, Е. В. Клюйков (MW); Китай, Синьцзян, в 7 км к югу от г. Цитай, 22 IX 1957, № 2070, Шэн Тянь (LE); *L. thomsonii* (Clarke) Pojark.: Ферганский хребет, перевал Кугарт, 7-8000’, 5 VIII 1895, S. Korshinsky (LE); Кара-Киргизия, Арсланбобские горы, выше Намаз-таша, 23 VIII 1925, П. С. Массагетов (LE); Семиреченская обл., Пишпекский уезд, перевал Чеманды, 22 VII, М. Д. Спиридонов (LE); Киргизия: Ферганский хребет, ущелье Урумбаш, 1590 м, 41°13′ с. ш., 73°26′ в. д., 15 VII 2000, И. Илларионова (LE); Киргизский хребет, вост. часть, ущелье Ала-Арча, 14 VIII 2000, И. Илларионова (LE); *L. thyrsoidea* (Ledeb.) DC.: Казахстан: Семиреченская обл., Копальский уезд, между ст. Койан-куз и перевалом Алтын-эмель, 2 VII 1908, № 405, М. И. Пташицкий (LE); Талды-Курганский уезд, район между р. Караталом и озерами Уч-куль, горы в истоке Каратала, южный приток р. Чижи, 1750 м, 27 VII 1928, № 1012, Н. В. Шипчинский (LE); Павлодарская обл., Баян-Аульский р-н, оз. Джасым-бай, 23 VII 1955, № 1325, Н. Н. Цвелёв, А. В. Калинина, З. В. Карамышева (LE); *L. tianschanica* C. Y. Yang et S. L. Keng: Китай, Вост. Тянь-Шань, сев. склон, бассейн р. Манас, долина р. Улан-Усу в верховьях, в 5—7 км ниже перевала Дану-Дабан, 23 VII 1957, № 1048, А. А. Юнатов и др. (LE).

Sect. *Scapicaulis* S. W. Liu: *L. vellerea* (Franch.) Hand.-Mazz.: China, Yunnan, Dali Xian, Diancang Shan mountain range, Xiaohuadianba in the vicinity of Huadianba medicinal herb farm, 3200 m., 25°53′ N, 100°01′ E, 19 VII 1984, N 1159, B. Bartholomew, D. E. Boufford, H. W. Li (MHA); Szechuan, X 1955 (PE).

Sect. *Ligularia.* Ser. *Ligularia*: *L. arctica* Pojark.: Россия, Канин, долина р. Северный Наттей, пойма р. Шойчи, 1 IX 1945, Матвеев (LE); окр. с. Бабьего по берегу р. Бабинского, 2 IX 1927, Ю. Цинзерлинг (LE); *L. cyathiceps* Hand.-Mazz.: China, Sichuan Prov., Muli, Forest Exped. (PE); *L. hookeri* (C. B. Clarke) Hand.-Mazz.: China, Shaanxi Prov., Mt. Taibaishan, N 1820, T. P. Wang (PE); *L. lamarum* (Diels) Chang: China, Xizang, Linzhi, N 75-1092, Qinghai-Xizang Exped. (PE); *L. longipes* Pojark.: Амурская обл., бассейн р. Зеи, маршрут от астрономического пункта пролива Воздвиженского к оз. Токо Якутской обл., берег оз. Оконон, 1293 м, 12 VIII 1911, № 479, Н. Прохоров, О. Кузенева (LE); Пиканское опытное поле, экспедиция Н. И. Прохорова, 1916, К. И. Упельнек (LE); *L. sibirica* (L.) Cass.: Петербургская губерния, Тихвинский уезд, ст. Пикалево, по ручью, впадающему в р. Рядань, 5 IX 1922, Федченко и др. (LE); Mongolia borealis, Changai, in littore australi lacus Ssargin-dalai, 12 IX 1877, G. N. Potanin (LE); Хабаровский край, Верхнебуреинский р-н, хр. Дуссе-Алинь, Буреинский заповедник, в 2 км выше стрелки Левой Буреи и Курайгагны, 850 м, 51°59′ с. ш., 134°53′ в. д., 10 VIII 1990, Б. И. Борисов (MW); **Ser. *Speciosae* Pojark.:** *L. fargesii* (Franch.) Diels: China, Shaanxi Prov., Lueyang Xian, N 5885, K. T. Fu (PE); *L. fischeri* (Ledeb.) Turcz.: Россия, Сухотино, верхнее течение Амура, 8 VIII 1891, С. Коржинский (LE); Сучанская долина, в 2 км выше по реке от Макаровского хутора, 13 IX 1927, № 22, Е. В. Ишерская (LE); Китай, Кулун-буир-норская равнина, р. Дэгэн-гол, 6 VIII 1899, Потанин, Солдатов (LE); Ботанический сад БИН РАН, 8 IX 2000, И. Илларионова; *L. intermedia* Nakai: Ботанический сад БИН РАН, 2 X 2000, И. Илларионова; *L. przewalskii* (Maxim.) Diels: China occidentalis, terra Tangutorum (prov. Kansu), jugum S. a fl. Tetung declivitas australis, 16/28 VII 1872, N 302, Przewalski (LE); China, Shanxi, 1955, N 2490, Huanghe Exped. (PE); Ботанический сад БИН РАН, 2 X 2000, И. Илларионова; *L. splendens* (Lévl. et Vaniot) Nakai: Приморский край, Хасанский р-н, заповедник «Кедровая Падь», 8 X 1977, В. Макаров (MHA); Japonia, Nagasaki, Kundsho-Son, 26 IX/8 X 1863, Maximowicz (LE); Corea, Quelpaert, in sylvis Hallaisan, 600 m, VIII 1909, N 998, Taquet (LE); *L. stenocephala* (Maxim.) Matsum. et Koidz.: Japonia, Nippon, Hakone, 1866, Tschonoski (LE); Nippon, Sendai, X 1903, N 5440, U. Faurie (LE); China, Shanxi Prov., Ningwu Xian, N 357, Shanxi Esped. (PE); **Ser. *Racemiferae* (Pojark.) S. W. Liu:** *L. gnatsukupa* Kitam.: China, Xizang, 25 IX 1953, N 6150 (HNWP); Xizang, Nanmulin, 5000 m, 2 IX 1975, N 7464, Qinghai-Xizang Exped. (HNWP); *L. jaluensis* Kom.: Дал. Восток, вост. берег Уссурийского залива, между Петровкой и Промысловкой, луга р. Пхингана, 19 VIII 1913, № 1041, В. Комаров (LE); *L. kanaitzensis* (Franch.) Hand.-Mazz.: China, Yunnan, Eryuan Xian, N 23323, R. C. Ching (PE); *L. lankongensis* (Franch.) Hand.-Mazz.: China, Yunnan, Li-Kiang Hsien, 2100 m, VI 1935, N 70475, C. W. Wang (PE); *L. platiglossa* (Franch.) Hand.-Mazz.: China, Yunnan, Mengze, grass mts. 6000’, N 10141, A. Henry (LE); Yunnan, Tali, 5 VII 1933, N 4420, Wang, Chen (PE); Hunan, 1 IX 1938, N 11753 (PE); Yunnan, Y. Yan-shan, Shui-tou-dzai, 19 X 1939, N 84507, C. W. Wang (PE); Yunnan, Tchen-ngo, 1 X 1946, N 21451, Liou (PE); *L. sagitta* (Maxim.) Mattf.: МНР, хр. Эрэн-даба, сев. макросклон, правобережье ручья Битутийн-гол (бассейн Онона), 30 VIII 1985, № 923, Р. В. Камелин (LE); China, Sikan, Tehko-Hsien, Yu-lung, 15 IX 1951, N 13169, S. K. Hu (PE); *L. tsangchanensis* (Franch.) Hand.-Mazz.: Tibet, N 21112 (PE). **Ser.** ***Monocephalae*** **(Nakai) Kitam.:** *L. jamesii* (Hemsl.) Kom.: КНР, провинция Ляонин, уезд Фусун, между д. Люцзятанцзы и д. Сыпинцзе, 1400 м, 19 VII 1950, № 1445, Liou Tchen-ngo, Chou Yi-Ciang (LE).

Sect. ***Cyathocephalum*** **(Nakai) Kitam.:** *L. schmidtii* (Maxim.) Makino: Манджурия, верхнее течение Ялу, выше Се-сан-по (Чинсан), 19 VII 1897, В. Комаров (LE); вост. берег Уссурийского залива, долина р. Пхинган, с. Петровка, 19 VIII 1913, № 1040, В. Л. Комаров (LE).

Sect. ***Senecillis*** **(Gaertn.) Kitam.:** *L. alpigena* Pojark.: Киргизия, Центральный Тянь-Шань, долина р. Арпа, высота 2967 м, 40°46′ с. ш., 74°51′ в. д., 17 VII 2000, И. Илларионова (LE); *L. alpigena* × *L. heterophylla*: Киргизия, хр. Кунгей, в 9 км к западу от пос. Ак-Тюз, 2180 м, 42°53′ с. ш., 76°02′ в. д., 26 VII 2000, И. Илларионова (LE); *L. altaica* DC.: Центр. Алтай, долина Чулышмана, в 10 км от Язулу, 5 VIII 1945, № 272, Л. Тюлина (LE); Вост. Алтай, хр. Куркуре, 2000 м, нижний Чейбокколь, 13 VIII 1976, А. Галанин (LE); Алтай, Усть-Коксинский р-н, Катунский хребет, долина р. Мульта, 50°04′ с. ш., 85°53′ в. д., 22 VIII 1986, И. Артемов, Е. Безвиконных (NS); Катунский хребет, восточный макросклон массива Шекелю, среднее течение р. Дирентай, 49°45′ с. ш., 87°10′ в. д., 12 VII 1995, № 1549, Р. В. Камелин, А. И. Шмаков и др. (ALTB); *L. carpatica* (Schott, Nym. Kotschy) Pojark.: Украина, Ивано-Франковская обл., Тлумачский р-н, с. Жабокруки, 11 VII 1973, Ю. Р. Шеляг-Сосонко, Г. С. Куковица (KW); Transsilvania boreali-orientalis, in declivibus graminosis, piceis sparsis obsitis in alpe Corongis prope «Alt-Rodna, 1550—1700 mt. s. m., flora exsiccata Austro-Hungarica (MW); Transsylvania, Rodna, V. Janka (PR); Slovakia, Dobšina, ad cacumen montis Radzim supra vicum Vyšna Slaná, 16 VIII 1958, N 289408, J. Šourek (PR); *L. dictyoneura* (Franch.) Hand.-Mazz.: China, Yunnan, Lijiang, N 30713, 8 X 1939, Zh. G. Zhao (PE); *L. fauriei* (Franch.) Koidz.: Japan, Honshu, Pref. Iwate: near the railway station of Rikuchu-nakano, Taneichi-cho, Kunoche-gun, 24 VII 1969, N 3071, H. Koyama (LE); *L. glauca* (L.) O. Hoffm.: Томская губерния, Каинск. окр., с. Каргатская Дубрава, 24 VIII 1890, С. Коржинский (LE); Енисейская губерния, Минусинский уезд, берег р. Уты, 26 VI 1913, № 254, А. В. Авдеев (LE); Томская губерния, Кузнецкий уезд, между Борцовой и Боровлянкой, 21 VI 1915, П. Н. Крылов (LE); Алтай, Чарышский р-н, правый берег р. Кумир выше устья ручья Осиновый, 50°56′ с. ш., 84°16′ в. д., 3 VIII 1995, № 3256, Р. В. Камелин, А. И. Шмаков и др. (ALTB); Алтайский край, Тигирецкий хребет, окр. д. Тигирек, 17 VIII 2001, И. Илларионова (LE); *L. heterophylla* Rupr.: Киргизия: Ферганский хребет, ущелье Урумбаш, 1590 м, 41°13′ с. ш., 73°26′ в. д., 15 VII 2000, И. Илларионова (LE); хр. Кунгей, в 9 км к востоку от пос. Ак-тюз, 2180 м, 42°53′ с. ш., 76°02′ в. д., 25 VII 2000, И. Илларионова (LE); Киргизский хребет, вост. часть, ущелье Ала-Арча, 14 VIII 2000, И. Илларионова (LE); *L. liatroides* (C. Winkl.) Hand.-Mazz.: China, Qinghai, 10 VIII 1977, N 2457 (HNWP); *L. macrophylla* (Ledeb.) DC.: Карагандинская обл., Казахский мелкосопочник, линия ж. д. Караганда—Моинты, в 12 км к югу от ст. Бассага, котловина в долине р. Моинты, 29 VII 1955, № 136, В. Грубов, Н. Любарский (LE); Казахстан, Талды-Курганская обл., Джунгарский Алатау, Саркандский р-н, окр. с. Аманбоктер, 22 VII 1991, А. И. Шмаков и др. (ALTB); Киргизия, вост. часть хр. Терскей-Алатау, ущелье Джеты-Огуз, высота 2600 м, 17 VIII 2000, И. Илларионова (LE); Китай, Тянь-Шань, близ перевала, 31 VIII 1875, Пясецкий (LE); Ad fl. Ili prope Kuldscha, 26 V 1877, A. Regel (LE); *L. melanocephala* (Franch.) Hand.-Mazz.: China, Yunnan, Deqin Xian, A-tun-tze, 2700 m, IX 1935, N 69925, C. W. Wang (PE); *L. mongolica* (Turcz.) DC.: China, prov. Chejluntzjanensis, Zizikir-Charbin, pag. Saltu, 16 IX 1958, N 78, E. M. Lavrenko, Czen Lin-tzy (LE); ibid., 15 IX 1958, N 50, E. M. Lavrenko, Czen Lin-tzy (LE); *L. pleurocaulis* (Franch.) Hand.-Mazz.: China, Yunnan, Mu-li, 19 X 1937, N 14570, T. T. Yü (PE); *L. talassica* Pojark.: хр. Таласский Алатау, заповедник Аксу-Джебоглы, ущелье р. Кшикаинды, 12 VII 1950, № 4а, А. И. Пояркова (LE); *L. tangutorum* Pojark.: China, Qinghai, 26 VIII 1970, N 1876 (HNWP); Kansu, Lianhua, N 31 (PE); *L. virgaurea* (Maxim.) Mattf.: China, Qinghai, Yushu Xian, between Shan-Baitang and Xia-Baitang, 32°48′13″ N, 97°15′07″ E, 4100 m, 5 VII 1995, N 27076, D. E. Boufford, T. S. Ying (MHA); Qinghai, Maqin Xian, 27 VIII 1980 (HNWP).

Sect. ***Glossophyllum*** **Pojark.:** *L. pavlovii* (Lipsch.) Cretz.: Казахстан, Туркестанский р-н, хр. Каратау, левый склон ущелья р. Курпеш, урочище Каль-сат-сай, 23 V 1935, № 123, Г. В. Текутьев (LE).

Развитие семянок изучено у типового вида рода *L. sibirica*. Материал собран в Алтайском крае (Краснощекинский р-н, окрестности д. Чинета, в 2 км вверх по р. Чинетка, 19 VIII 2001, И. Илларионова) и зафиксирован в 70%-м этиловом спирте.

Семянки размачивались в смеси спирта, глицерина и воды (1 : 1 : 1). Поперечные срезы семянок получали с помощью замораживающего микротома, окрашивали сафранином и заключали в глицерин-желатин. Срезы выполнены в верхней, средней (в области семядолей) и нижней частях семянок, взятых из внутренней и наружной частей корзинки. Сравнение и описание проводили по срезам в средней части семянки, взятой из внутренней части корзинки. Рисунки сделаны с помощью рисовального аппарата РА-7, фотографии — с помощью цифровой фотокамеры Nikon COOLPIX 4500. Морфологию плодов изучали под бинокулярной лупой МБС-2, ультраскульптуру поверхности — с помощью сканирующего электронного микроскопа JSM-35C. Описания поверхности выполнены по фрагментам из средней части семянки. При описании анатомического строения и поверхности семянок использовали терминологию, приведенную в работах P. Lavialle (1912), В. Г. Александрова, М. И. Савченко (1951) и W. Barthlott (1981, 1984).

Результаты исследования

Морфологическое строение семянок видов рода *Ligularia*

Зрелые семянки от темно-коричневых до соломенно-желтых, у большей части видов цилиндрические, от вершины до нижней трети равноутолщенные или слегка суженные в верхней части, с усеченной верхушкой и конусовидно заостренным основанием. У некоторых видов семянки клиновидные или почти клиновидные, иногда почти веретеновидные. Клиновидные семянки чаще встречаются у видов секции *Senecillis*, реже в секциях *Corymbosae* и *Ligularia*. Семянки веретеновидной формы обнаружены только в серии *Speciosae* секции *Ligularia*. Семянки имеют 5—10 (11) продольных ребер, резко выраженных у центральных семянок и более сглаженных у краевых. Краевые семянки слегка изогнуты. Размеры семянок варьируют от 3 до 16 мм дл. и от 0.6 до 3 мм шир. В серии *Calthifoliae* секции *Corymbosae* семянки самые крупные в роде *Ligularia*.

В отличие от других родов трибы семянки видов *Ligularia* всегда голые. Однако в литературе мы встретили указание на наличие опушения у семянок в этом роде. Вид *L. xinjiangensis* был описан на основании красноватой окраски частей растения и опушенных семянок (Yang, Keng, 1995), однако на рисунке при первоописании опушение семянки не показано. Поскольку мы не считаем присутствие антоциановой окраски диагностическим признаком, а наличие опушения плода ставим под сомнение, данный вид был отнесен нами в синонимы (Илларионова, 2006).

У многих видов *Ligularia* семянки имеют хорошо развитый паппус из длинных щетинок, располагающихся в 2—3 ряда, только у *L. mongolica* паппус 3—4-рядный. У видов *L. carpatica* и *L. glauca* (секция *Senecillis*) паппус очень короткий и состоит из 1—2 рядов щетинок. В литературе (Kitagawa, 1941, 1947) есть сведения о полном отсутствии паппуса у *L. biceps* Kitag. Цвет и длина паппуса имеют диагностическое значение на видовом и секционном уровнях.

Ниже приведена характеристика морфологического строения семянок изученных таксонов (табл. 1).

В секции *Corymbosae* по цвету паппуса выделяется серия *Calthifoliae*. Семянки видов этой серии обладают ярким рыжим или буроватым паппусом. У изученных видов серий *Retusae* и *Lapathifoliae* он более светлый — рыжеватый, желтоватый или белый.

Секция *Stenostegia* однородна по морфологическим признакам семянок. У всех видов секции семянки цилиндрические, светлоокрашенные, паппус белый, со слегка желтоватым оттенком, только у *L. rumicifolia* — с буроватым оттенком.

В секции *Ligularia* по форме семянок выделяется серия *Speciosae*. Семянки представителей этой серии сильно суженные в нижней и верхней части и имеют ве-

ТАБЛИЦА 1

Морфологические признаки семянок исследованных таксонов рода *Ligularia*

Таксон	Семянка				Паппус		Размеры клеток эпидермы	
	длина, мм	ширина, мм	цвет	форма	длина, мм	цвет	длина, мкм	ширина, мкм
Sect. *Corymbosae*								
Ser. *Calthifoliae*								
L. calthifolia	(5) 8—10	1—1.5	Коричневый	Цилиндрическая	(6) 8—10	Буровато-рыжеватый	120—330	20—30
L. dentata	7—9	1—2	»	»	8—12	Красновато-рыжий или фиолетово-рыжий	120—320	20—30
L. hodgsonii	6—8	1.1—1.5	Темно-коричневый	»	(7) 8—10	Рыжеватый или рыжий	100—300	20—25
L. japonica	10—16	1.5—2.5	Коричневый	»	10—13	Ярко-рыжий	120—300	20—30
L. trichocephala	5—8	1—1.5	Темно-коричневый	»	7—9	Рыжеватый или рыжий	100—250	17—25
Ser. *Retusae*								
L. achyrotricha	7—9	1—1.5	Коричневый	»	4—5	Рыжеватый	250—350	15—22
L. duciformis	5—7	0.8—1.3	»	»	4—4.5	Рыжеватый или желтоватый	120—250	15—20
L. dux	5—7	0.8—1	Желто-коричневый	»	7—8	Рыжеватый	120—280	15—23
L. macrodonta	4—5.5	0.8—1.2	»	»	6—7	Белый или желтоватый	100—250	15—20
L. purdomii	5—7.5	0.9—1.2	»	»	6—6.5	Рыжеватый	125—250	15—25
L. retusa	5—6.5	0.8—1.2	Светло-коричневый	»	6—7	Слегка рыжеватый	100—250	17—25
L. xanthotricha	5—8	1.1—1.5	Коричневый	»	6.5—7.5	Белый	175—320	17—25
Ser. *Lapathifoliae*								
L. amplexicaulis	5—6	0.8—1.2	»	»	5.5—6.5	Рыжеватый	85—200	20—25
L. cymbulifera	3—5 (6)	1—1.5	Темно-коричневый	Цилиндрическая или слегка клиновидная	4—7	»	75—180	17—26
L. lapathifolia	3—5	0.8—1.1	Коричневый	Цилиндрическая	10—11	Рыжеватый или рыжий	50—150	Нет данных

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Таксон	Семянка				Паппус		Размеры клеток эпидермы	
	длина, мм	ширина, мм	цвет	форма	длина, мм	цвет	длина, мкм	ширина, мкм
Ligularia myriocephala	4—6	1—1.7	Темно-коричневый до черноватого	Цилиндрическая	5.5—7	Рыжеватый	75—150	15—24
Sect. *Stenostegia*								
L. altissima	4.5—6	1—1.5	Светло-коричневый	»	6—7.5	Белый	60—150	20—25
L. karataviensis	4—7	0.9—1.5	Желто-коричневый	»	6—7	»	60—150	20—25
L. kareliniana	4.5—6	0.9—1.3	»	»	7—8	»	Нет данных	Нет данных
L. karataviensis × *L. thomsonii*	4—7	0.8—1.2	»	»	6—7	»	» »	» »
L. narynensis	4—6	0.9—1.3	»	»	6.5—7.5	»	75—150	20—27
L. robusta	4—7	0.9—1.6	»	»	7—9	»	60—170	17—25
L. rumicifolia	4—6	1—1.3	Светло-коричневый	»	6—7	Буровато-белый	75—160	15—20
L. schischkinii	5—6	0.9—1.3	Желто-коричневый	»	7—7.5	Белый	100—150	17—25
L. songarica	3.5—5	0.8—1.2	Соломенно-желтый	»	6—7.5	»	85—200	17—25
L. thomsonii	4—7	0.8—1.2	Желто-коричневый	»	6.5—7.5	»	75—180	15—20
L. thyrsoidea	4.5—6	0.8—1.2	»	»	6.5—7.5	»	60—170	20—26
L. tianschanica	5—6	0.8—1	»	»	5.5—6.5	»	100—250	18—25
Sect. *Scapicaulis*								
L. vellerea	5—7	1.1—1.5	Светло-коричневый	Цилиндрически-клиновидная	5—6	Рыжий	50—90	25—32
Sect. *Ligularia* Ser. *Ligularia*								
L. arctica	4—6	0.8—1.2	Коричневый	Цилиндрическая	6—8	Рыжеватый	Нет данных	Нет данных
L. cyathiceps	4—6	1—1.3	»	»	7—7.5	»	90—250	17—23
L. hookeri	4.5—6	0.7—1	»	»	5.5—6	»	75—170	15—20
L. lamarum	4—5	0.8—1.2	»	»	5—6	»	80—240	15—20
L. longipes	4—6	0.8—1	»	»	6—7	»	Нет данных	Нет данных
L. sibirica	4—7	0.8—1.1	»	»	6—8	»	85—220	15—25

Ser. *Speciosae*								
L. fargesii	6—6.5	1—1.2	Темно-коричневый	Цилиндрическая, слегка веретеновидная	6—7	Светло-коричневый	Нет данных	Нет данных
L. fischeri	6—8	1—1.5	»	Цилиндрически-веретеновидная	6—8.5	Рыжевато-буроватый	110—250	20—25
L. intermedia	5—7	1.1—1.4	»	Цилиндрическая, слегка верстеновидная	5—6	Рыжий с красным или фиолетовым оттенком	Нет данных	Нет данных
L. przewalskii	5—7	0.6—1	Коричневый	Веретеновидная	4—5	Красновато-буроватый	100—240	20—25
L. splendens	7—9	0.8—1.2	»	Цилиндрическая, слегка веретеновидная	7—9	Рыжеватый или красновато-буроватый	Нет данных	Нет данных
L. stenocephala	5—7	0.9—1.5	Темно-коричневый	То же	4—5.5	Рыжеватый	» »	» »
Ser. *Racemiferae*								
L. gnatsukupa	4—8	0.8—1.2	Коричневый	Цилиндрическая	8—10	Белый или желтоватый	150—250	20—28
L. jaluensis	4—6	0.7—1.1	Желто-коричневый	»	7—9	Белый	90—200	20—25
L. kanaitzensis	5—6	0.9—1.1	Коричневый	»	7.5—8	Слегка рыжеватый	90—200	20—25
L. lankongensis	4.5—6	0.9—1.2	Светло-коричневый	»	7.5—8	Рыжеватый	100—220	15—20
L. platiglossa	4—6	1.2—1.8	Коричневый	Цилиндрическая или слегка клиновидная	6—7	Ржаво-рыжий	75—180	20—30
L. sagitta	3.5—6	0.6—1.1	»	Цилиндрическая	6.5—8	Белый или желтоватый	125—250	17—30
L. tsangchanensis	5.5—7	1—1.7	Зеленовато-коричневый	Цилиндрически-клиновидная	2—3	Рыжеватый	50—130	23—28
Ser. *Monocephalae*								
L. jamesii	5—7	0.8—1.1	Темно-коричневый	Цилиндрическая	7—8.5	Рыжий	Нет данных	Нет данных
Sect. *Cyathocephalum*								
L. schmidtii	6.5—9	1.2—2.2	Коричневый	»	3.5—4.5	Буровато-рыжеватый	85—180	25—30

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Таксон	Семянка				Паппус		Размеры клеток эпидермы	
	длина, мм	ширина, мм	цвет	форма	длина, мм	цвет	длина, мкм	ширина, мкм
Sect. *Senecillis*								
L. alpigena	4—5	0.8—1.2	Желто-коричневый	Цилиндрическая	6—6.5	Белый или желтоватый	80—180	18—25
L. alpigena × *L. heterophylla*	3.5—5.5	0.8—1.3	Светло-коричневый	»	5.5—6.5	Белый	80—200	20—27
L. altaica	4—7	1.1—1.5	Желто-коричневый	Цилиндрическая или слегка клиновидная	6—7	»	75—150	25—30
L. carpatica	(5) 6—9.2	1.5—3	Светло-коричневый	Цилиндрически-клиновидная	0.6—1.5	Белый или желтоватый	50—200	20—35
L. dictyoneura	3.5—5.5	1—1.3	Темно-коричневый	»	5—6	Рыжеватый	65—170	22—27
L. fauriei	4—5.5	0.8—1.2	Коричневый	Цилиндрическая	3—3.2	»	Нет данных	Нет данных
L. glauca	3.5—7	1.2—1.5	Желто-коричневый	Цилиндрически-клиновидная	0.6—3	Белый или желтоватый	50—150	25—30
L. heterophylla	4—7	0.8—1.3	Светло-коричневый	Цилиндрическая	5—6.5	То же	70—180	20—30
L. liatroides	3—5	0.8—1	»	»	6.5—7.5	Белый	70—150	10—15
L. macrophylla	3—6	0.8—1.2	»	Цилиндрическая или слегка клиновидная	6—7.5	»	50—150	20—25
L. melanocephala	4—6.5	1—1.3	»	Цилиндрическая	6—7	Рыжеватый	50—150	10—20
L. mongolica	3.5—7	1.2—2	Коричневый	Цилиндрически-клиновидная	6—8	Ярко-рыжий	50—150	25—30
L. pleurocaulis	2.5—3.5	0.8—1	»	»	4.5—5.5	Белый	60—130	20—25
L. talassica	5—7	0.9—1.7	Желто-коричневый	Цилиндрическая или слегка клиновидная	5.5—6.5	Белый или желтоватый	60—150	25—30
L. tangutorum	3.5—4.5	0.9—1.2	»	Цилиндрическая	5—6	Белый	90—200	17—20
L. virgaurea	3.5—5	0.8—1.2	»	»	5—7	»	75—200	17—25
Sect. *Glossophyllum*								
L. pavlovii	6—8	0.8—1.2	Соломенно-желтый	»	6.5—7	»	100—230	20—25

ретеновидную форму. У *L. stenocephala* семянки в верхней части суженные более резко, чем в нижней, и наибольшая ширина находится в верхней трети семянки. Вид, не включенный в наше исследование, *L. sachalinensis* Nakai, также имеет цилиндрически-веретеновидные семянки (Пояркова, 1961). Паппус яркий, рыжеватый, красноватый или слегка фиолетовый. Виды других серий этой секции имеют цилиндрические или цилиндрически-клиновидные (*L. platiglossa*, *L. tsangchanensis*) семянки с рыжеватым, белым или желтоватым паппусом.

У большинства видов секции *Senecillis* семянки светло-коричневые, у *L. dictyoneura*, *L. fauriei*, *L. mongolica* и *L. pleurocaulis* — более темные. Форма цилиндрическая или цилиндрически-клиновидная. Паппус белый или слегка желтоватый, но у *L. dictyoneura*, *L. fauriei*, *L. melanocephala* и *L. mongolica* — рыжеватый.

Ультраскульптура поверхности плодов

Признаки скульптуры поверхности семянок имеют важное диагностическое значение (Barthlott, 1981, 1984). Основным признаком первичной скульптуры поверхности является форма клеток экзокарпия. У видов рода *Ligularia* клетки экзокарпия продолговатые, вытянуты вдоль оси семянки, длина клеток всегда в несколько раз превышает их ширину (табл. 1). Наружная периклинальная стенка вогнута, антиклинальные стенки у всех исследованных видов выступают на поверхности семянки. Размеры клеток экзокарпия зависят от размеров и формы семянки. В тех случаях, когда семянка имеет клиновидную форму, т. е. более короткая и широкая, клетки экзокарпия также короче и шире, чем у цилиндрических семянок. У большинства видов поверхность семянок сетчато-бороздчатая, а в случаях, когда длина клеток эпидермы превышает ширину только в 2—3 раза, поверхность удлиненно-ячеистая.

У представителей секции *Corymbosae*, имеющих крупные семянки (все виды серии *Calthifoliae* и виды *L. achyrotricha*, *L. xanthotricha* из серии *Retusae*), клетки экзокарпия также крупные. В секции *Stenostegia* поверхность семянок сетчато-бороздчатая (табл. I, *1*, *2*), размеры клеток экзокарпия варьируют в небольших пределах. Представитель секции *Scapicaulis* — *L. vellerea* — имеет удлиненно-ячеистую поверхность семянки с более короткими и широкими клетками. В типовой секции *Ligularia* выделяются 2 вида — *L. platiglossa* и *L. tsangchanensis* (серия *Racemiferae*) (табл. I, *3*), клетки экзокарпия которых более короткие и широкие по сравнению с другими изученными видами этой секции. Единственный изученный вид секции *Cyathocephalum* — *L. schmidtii* — имеет относительно крупные клетки экзокарпия. Представители секции *Senecillis* различаются по размерам клеток экзокарпия. Некоторые виды имеют удлиненно-ячеистую поверхность семянок с более короткими и широкими клетками (табл. I, *4*), поверхность других изученных видов сетчато-бороздчатая, клетки экзокарпия более длинные и узкие. Представитель секции *Glossophyllum* — *L. pavlovii* — имеет сетчато-бороздчатую поверхность.

Вторичная скульптура поверхности семянок образована рельефом наружной периклинальной стенки клетки экзокарпия. У видов *Ligularia* поверхность гладкая (табл. I, *5*), немного продольно морщинистая (вследствие усыхания семянки) или продольно складчатая (на поперечном срезе зубчатая) (табл. I, *6*). Иногда можно наблюдать поперечные складки и борозды, вероятно, из-за недостаточной зрелости взятых для анализа плодов.

Развитие семянки *Ligularia sibirica*

Строение и развитие завязи и плода *L. sibirica* типично для семейства сложноцветных.

Перед оплодотворением на поперечном срезе стенки завязи наблюдаются 2 зоны: наружная и внутренняя. Наружная зона состоит из крупных клеток эпидермы с сильно утолщенной наружной периклинальной стенкой. Под эпидермой находятся 2—3 ряда клеток паренхимы; в местах прохождения сосудистых пучков толщина паренхимы достигает 10 рядов клеток. Над проводящим пучком расположен секреторный канал, окруженный тангентально вытянутыми клетками (табл. II, *1*). Внутренняя зона стенки завязи *L. sibirica*, как у всех сложноцветных, начинает рано ослизняться (Александров, Савченко, 1951). Вследствие этого процесса к моменту оплодотворения во внутренней части стенки завязи возникают крупные воздушные полости. В этой части стенки завязи находятся 2 тяжа проводниковой ткани, примыкающие к эпидерме интегумента.

Процесс ослизнения происходит не только в стенке завязи, но и во внутренних слоях интегумента, в котором также наблюдаются 2 зоны: наружная и внутренняя. Наружная зона состоит из 6—10 рядов клеток, внешний ряд образован относительно крупными клетками эпидермы, покрытыми кутикулой. В клетках наружной зоны интегумента присутствуют кристаллы оксалата кальция в виде призм различной формы, нередко встречаются друзы (табл. II, *2*). В наружной зоне расположен проводящий пучок семязачатка. Внутренняя зона состоит из 6—9 рядов клеток, находящихся в состоянии облитерации.

Внутренняя эпидерма интегумента на срезе в средней части завязи представлена одним рядом клеток интегументального тапетума округлой формы или слегка вытянутых в радиальном направлении.

После оплодотворения в стенке завязи начинается утолщение оболочек клеток, расположенных под наружной эпидермой, а во внутренней зоне продолжается облитерация клеток (табл. II, *3*). Также происходит облитерация большей части интегумента. Кристаллы оксалата кальция растворяются.

Ко времени созревания плода из наружной зоны стенки завязи формируется экзокарпий, состоящий из одного ряда клеток эпидермы, и мезокарпий, включающий в себя механическую ткань, секреторные каналы и остатки проводящих пучков. Внутренняя зона стенки завязи (эндокарпий) почти полностью разрушена, на ее месте остаются лишь воздушные полости и сплюснутые клеточные стенки. Клетки обеих зон интегумента облитерируются, за исключением одного наружного слоя, экзотесты, которая часто сохраняется в зрелой семянке.

Анатомическое строение семянок видов рода *Ligularia*

Семянки видов рода *Ligularia* на поперечном срезе имеют хорошо развитый перикарпий, состоящий из экзокарпия, мезокарпия и почти полностью облитерированного эндокарпия. Экзокарпий представлен одним слоем обычно крупных клеток, антиклинальные стенки которых тонкие (1—3 мкм), а наружная периклинальная стенка всегда более или менее утолщенная, снаружи гладкая или с зубчиками (на поперечном срезе). У некоторых видов утолщение этой стенки очень сильное (до 20 мкм). Иногда можно встретить утверждение, что все стенки экзокарпия тонкие и покрыты очень толстым слоем кутикулы (Ханджян, Мхитарян, 1977). Однако после тщательного изучения мы пришли к выводу, что это утолщение именно

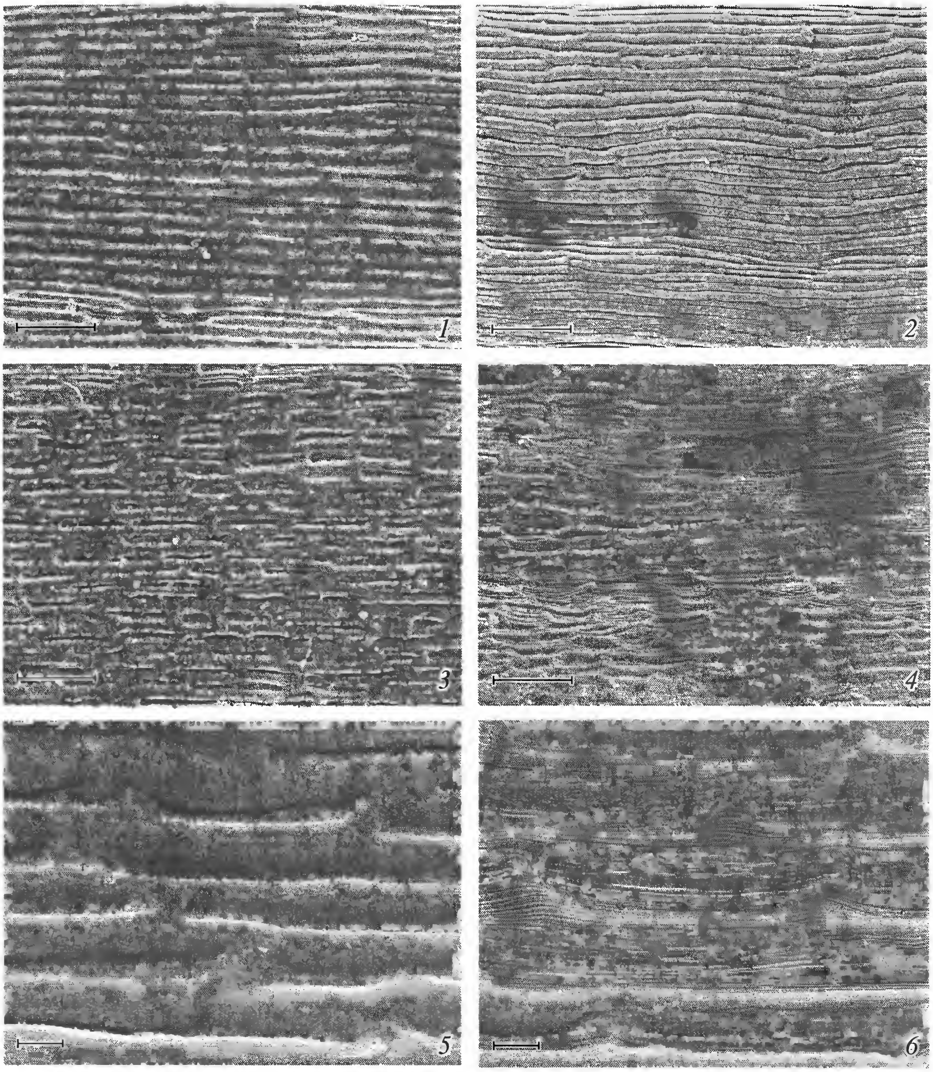


Таблица I. Скульптура поверхности семянки видов рода *Ligularia*.
1 — *L. narynensis*, *2* — *L. thyrsoidea*, *3* — *L. tsangchanensis*, *4* — *L. carpatica*, *5* — *L. robusta*, *6* — *L. macrophylla*.
Масштабные линейки, мкм: *1—4* — 100, *5—6* — 10.

К с. 32

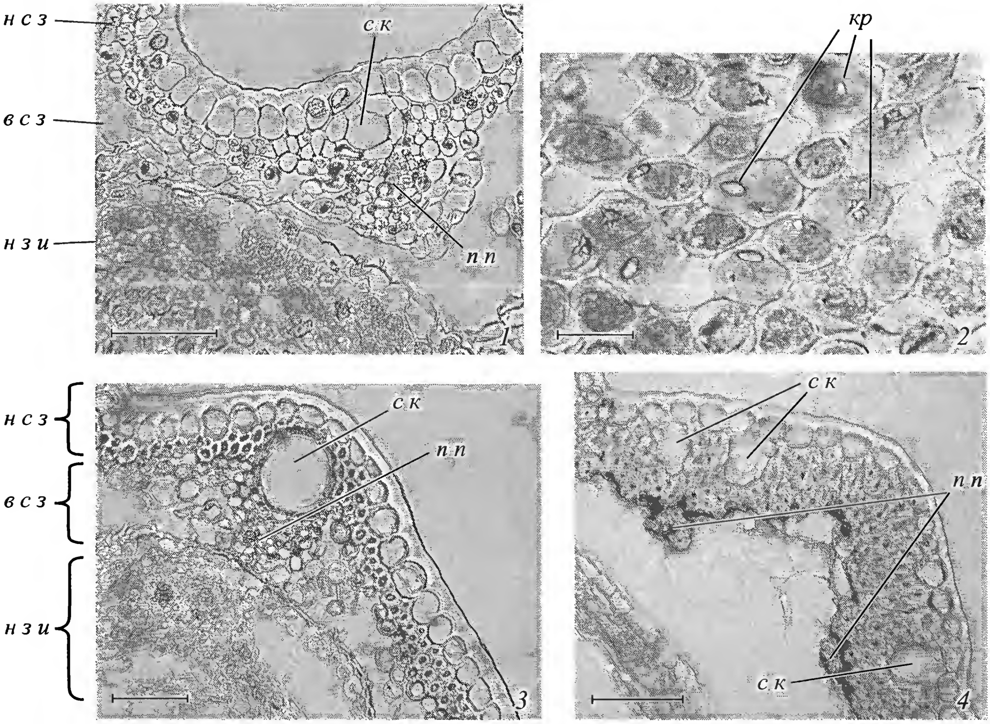


Таблица II.

Строение завязи и интегумента у *Ligularia sibirica* (*1*—*3*). *1* — стенка завязи и интегумент перед оплодотворением, *2* — кристаллы в клетках наружной зоны интегумента, *3* — стенка завязи и интегумент после оплодотворения. Фрагмент поперечного среза зрелой семянки *L. karataviensis* (*4*). *в с з* — внутренняя зона стенки завязи, *кр* — кристаллы, *н з и* — наружная зона интегумента, *н с з* — наружная зона стенки завязи, *п п* — проводящий пучок, *с к* — секреторный канал. Масштабные линейки, мкм: *1*, *3*, *4* — 50; *2* — 20.

наружной периклинальной стенки клеток эпидермы, а кутикула очень тонкая. Подобное утолщение, а также зубчатость поверхности клеток экзокарпия отмечались в некоторых секциях рода *Senecio* (Конечная, 1981).

Мезокарпий состоит из волокон склеренхимы, которая расположена отдельными тяжами, разделенными паренхимой, или образует единое кольцо из 1—4 рядов клеток, возникающее вследствие слияния тяжей на протяжении семянки от основания к верхушке. В основании семянки почти у всех видов хорошо заметно обособление склеренхимы в отдельные тяжи. По мнению некоторых авторов, сплошное кольцо склеренхимы вторично и возникало параллельно в разных родах трибы (Бойко, 1978; Конечная, 1981).

С внутренней стороны каждого механического тяжа расположены остатки проводящего пучка. Число пучков в семянке варьирует в пределах не только одного вида, но даже в одной корзинке. Чаще всего у видов рода *Ligularia* встречается 5—6 проводящих пучков, иногда их число 7—8, очень редко 9—10. Представители секций *Glossophyllum*, *Corymbosae* (серии *Calthifoliae* и *Monocephalae*) и *Ligularia* (серия *Speciosae*), а также 2 вида секции *Senecillis* — *L. fauriei* и *L. mongolica* — имеют около 10 проводящих пучков.

В пределах 6 секций рода обнаружены секреторные каналы, находящиеся в механическом тяже над проводящим пучком. Однако бóльшая часть изученных видов каналов не имеет. У видов с числом проводящих пучков перикарпия равным 10 секреторные каналы присутствуют всегда. В одних случаях каналы очень крупные, выделяющиеся в виде ребер и находящиеся сразу под экзокарпием, в других — мелкие, погруженные в склеренхимную ткань. Иногда над одним проводящим пучком бывает 2 секреторных канала (*L. fauriei*, *L. karataviensis* — табл. II, *4*).

Семенная кожура сильно облитерирована, различимы только клетки экзотесты, покрытые тонким слоем кутикулы. Эндосперм у всех изученных видов рода состоит из 2 слоев клеток. В семядолях зародыша имеются секреторные каналы.

Характеристика анатомического строения семянок исследованных таксонов представлена в табл. 2.

У всех изученных представителей секции *Corymbosae* наружные периклинальные стенки клеток экзокарпия относительно слабо утолщены, кроме некоторых видов серии *Lapathifoliae*. Однако по другим признакам строения семянок в этой секции выделяется серия *Calthifoliae*. У всех исследованных видов серии *Calthifoliae* обычно 10 проводящих пучков (иногда 7—9) (рис. 1, *1*, *2*) и крупные секреторные каналы, разделяющие склеренхимные тяжи на две части (рис. 2, *1*). Число каналов обычно соответствует числу проводящих пучков. В сериях *Retusae* и *Lapathifoliae* число проводящих пучков обычно 5, каналы присутствуют только у некоторых видов. У *L. retusa* секреторные каналы имеются над всеми проводящими пучками, у *L. myriocephala* — только над некоторыми.

Секция *Stenostegia* однородна по признакам анатомического строения семянок. У всех видов секции клетки экзокарпия с довольно сильно утолщенной наружной периклинальной стенкой с гладкой поверхностью. Механическая ткань хорошо развита и у многих видов состоит из отдельных тяжей (например, *L. narynensis* — рис. 2, *2*). Число проводящих пучков 5—6 (рис. 1, *3—6*), очень редко до 7—8, только у *L. rumicifolia* обнаружено 9 проводящих пучков. Секреторные каналы отсутствуют у всех видов, кроме *L. karataviensis* и *L. songarica*, у которых обнаружены небольшие каналы над некоторыми проводящими пучками. У *L. karataviensis* число каналов в семянке варьирует в пределах корзинки от 1 до 4, в некоторых семянках они могут отсутствовать. У *L. songarica* 3—6 каналов в каждой семянке.

ТАБЛИЦА 2

Анатомические признаки семянок исследованных таксонов рода *Ligularia* (на поперечном срезе)

Таксон	Поверхность наружной стенки клеток экзокарпия	Толщина наружной стенки клеток экзокарпия, мкм	Клетки механической ткани		Число проводящих пучков	Число секреторных каналов
			число рядов	расположение		
Sect. *Corymbosae*						
Ser. *Calthifoliae*						
L. calthifolia	Гладкая	5—8	0—2	Отдельные тяжи	7—10	7—10
L. dentata	»	4—7	1—3	» »	8—10	4—10
L. hodgsonii	Неравномерно зубчатая	3—7	0—3	» »	8—10	8—10
L. japonica	Гладкая или зубчатая	2—7	1—2	Тяжи, сливающиеся в кольцо	10	8—10
L. trichocephala	Гладкая	4—7	2—3 (4)	Отдельные тяжи	8—10	8—10
Ser. *Retusae*						
L. achyrotricha	»	3—5	1—2 (3)	Кольцо	5—6	Отсутствуют
L. duciformis	»	3—4	1—2 (3)	Тяжи, сливающиеся в кольцо	5—6	»
L. dux	Зубчатая	3—5	1—2 (3)	Отдельные тяжи	7—8	»
L. macrodonta	Гладкая	5—6	1—3	Кольцо	5—6	»
L. purdomii	»	4—6	2—3	Отдельные тяжи	5—6	»
L. retusa	Неравномерно зубчатая	4—7	1—2 (3)	Кольцо	7—8	7—8
L. xanthotricha	Гладкая	6—8	1—3	»	5—6	Отсутствуют
Ser. *Lapatifoliae*						
L. amplexicaulis	»	5—6	1—2	»	5—6	»
L. cymbulifera	»	8—20	1—3 (4)	»	5—7	»
L. lapathifolia	»	7—10	Нет данных	Нет данных	7—8	»
L. myriocephala	»	6—13	1—3 (4)	Кольцо	8 (9)	2—5
Sect. *Stenostegia*						
L. altissima	»	10—15	2—3	»	5—6	Отсутствуют
L. karataviensis	»	5—12	2—4	Отдельные тяжи	5—6 (8)	1—4, реже отсутствуют
L. kareliniana	»	5—10	2—3	» »	5—6	Отсутствуют
L. karataviensis × *L. thomsonii*	»	8—12	2—3 (4)	Тяжи, сливающиеся в кольцо	5—6	»

L. narynensis	»	5—11	2—3 (4)	Отдельные тяжи	5—6	»
L. robusta	»	4—10	2—4	» »	5—6	»
L. rumicifolia	»	5—10	1—3	Кольцо	9	»
L. schischkinii	»	4—6	2—3	Отдельные тяжи	5—6	»
L. songarica	»	8—12	(2) 3—4	» »	5—6 (7)	3—6
L. thomsonii	»	4—10	(1) 2—3 (4)	Тяжи, сливающиеся в кольцо	5 (6)	Отсутствуют
L. thyrsoidea	»	5—10	2—4	Отдельные тяжи	5—6	»
L. tianschanica	»	5—10	(1) 2—3	Кольцо	5—6	»
Sect. *Scapicaulis*						
L. vellerea	Зубчатая	6—12	2—3	»	5—7	»
Sect. *Ligularia*						
Ser. *Ligularia*						
L. arctica	Гладкая	5—7	1—2 (3)	Тяжи, сливающиеся в кольцо	5—7	5—7
L. cyathiceps	Неравномерно зубчатая	3—5	1—2	Кольцо	5—6	Отсутствуют
L. hookeri	» »	3—5	1—2	Отдельные тяжи	5—7	5—7
L. lamarum	» »	3—7	1—2	Кольцо	5—6	Отсутствуют
L. longipes	Гладкая	5—8	1—2	Тяжи, сливающиеся в кольцо	5—7 (9)	5—7 (9)
L. sibirica	»	5—10	1—2 (3)	То же	5—7 (9)	5—7 (9)
Ser. *Speciosae*						
L. fargesii	»	3—5	1—2	Отдельные тяжи	10	8—10
L. fischeri	»	3—5	1—3 (4)	» »	8—10	8—10
L. intermedia	»	3—5	0—1	» »	(7) 8 (10)	(7) 8 (10)
L. przewalskii	»	3—4	0—1	» »	7—10	7—10
L. splendens	»	3—9	2—3	» »	8—10	8—10
L. stenocephala	Неравномерно зубчатая	3—5	1—2 (3)	» »	8—10 (11)	8—10 (11)
Ser. *Racemiferae*						
L. gnatsukupa	Гладкая	9—15	2—3	» »	5—6	5—6
L. jaluensis	»	10—12	(1) 2—3(4)	» »	5—6	Отсутствуют
L. kanaitzensis	Неравномерно зубчатая	3—5	1—2	Кольцо	5—6	5—6
L. lankongensis	Гладкая	4—7	(1) 2—3 (4)	»	8	Отсутствуют

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Таксон	Поверхность наружной стенки клеток экзокарпия	Толщина наружной стенки клеток экзокарпия, мкм	Клетки механической ткани		Число проводящих пучков	Число секреторных каналов
			число рядов	расположение		
L. platiglossa	Зубчатая	5—7	1—3	Кольцо	5—7	Отсутствуют
L. sagitta	Неравномерно зубчатая	3—5	1—2	Отдельные тяжи	5—8	4—8
L. tsangchanensis	Зубчатая	5—8	2—3 (4)	Кольцо	5—7	Отсутствуют
Ser. *Monocephalae*						
L. jamesii	Гладкая	5—7	Нет данных	Отдельные тяжи?	8—10	8—10
Sect. *Cyathocephalum*						
L. schmidtii	Неравномерно зубчатая	12—20	(1) 2—3	Кольцо	5—8	5—8, реже отсутствуют
Sect. *Senecillis*						
L. alpigena	Зубчатая	9—15	1—2	Тяжи, сливающиеся в кольцо	5—8	Отсутствуют
L. alpigena × *L. heterophylla*	»	7—12	1—3	То же	5—7	»
L. altaica	»	5—7	(1) 2—3	Кольцо	5—8 (9)	»
L. carpatica	Неравномерно зубчатая	4—7	3—4	»	5—6 (10)	»
L. dictyoneura	Гладкая	7—12	1—2	Тяжи, сливающиеся в кольцо	5—6	»
L. fauriei	Неравномерно зубчатая	7—10	2?	Кольцо	10 (11)	10 (11)
L. glauca	Зубчатая	6—18	3—4	»	5—8	Отсутствуют
L. heterophylla	»	6—15	1—3	»	5—6	»
L. liatroides	Неравномерно зубчатая	10—14	2—3	»	5—6	2—3
L. macrophylla	Зубчатая	7—13	1—3	»	5—6	Отсутствуют
L. melanocephala	Неравномерно зубчатая	5—12	2—4	»	5—6	»
L. mongolica	» »	12—20	1—2	Отдельные тяжи	8—10	8—10
L. pleurocaulis	Гладкая	7—10	2—3 (4)	Тяжи, сливающиеся в кольцо	5—6	Отсутствуют
L. talassica	Зубчатая	10—15	1—3	Кольцо	5—8	»
L. tangutorum	»	4—6	1—3	Отдельные тяжи	7	»
L. virgaurea	»	6—12	1—3	» »	5—8	5—8
Sect. *Glossophyllum*						
L. pavlovii	Гладкая	6—10	2—3	» »	10	8—10

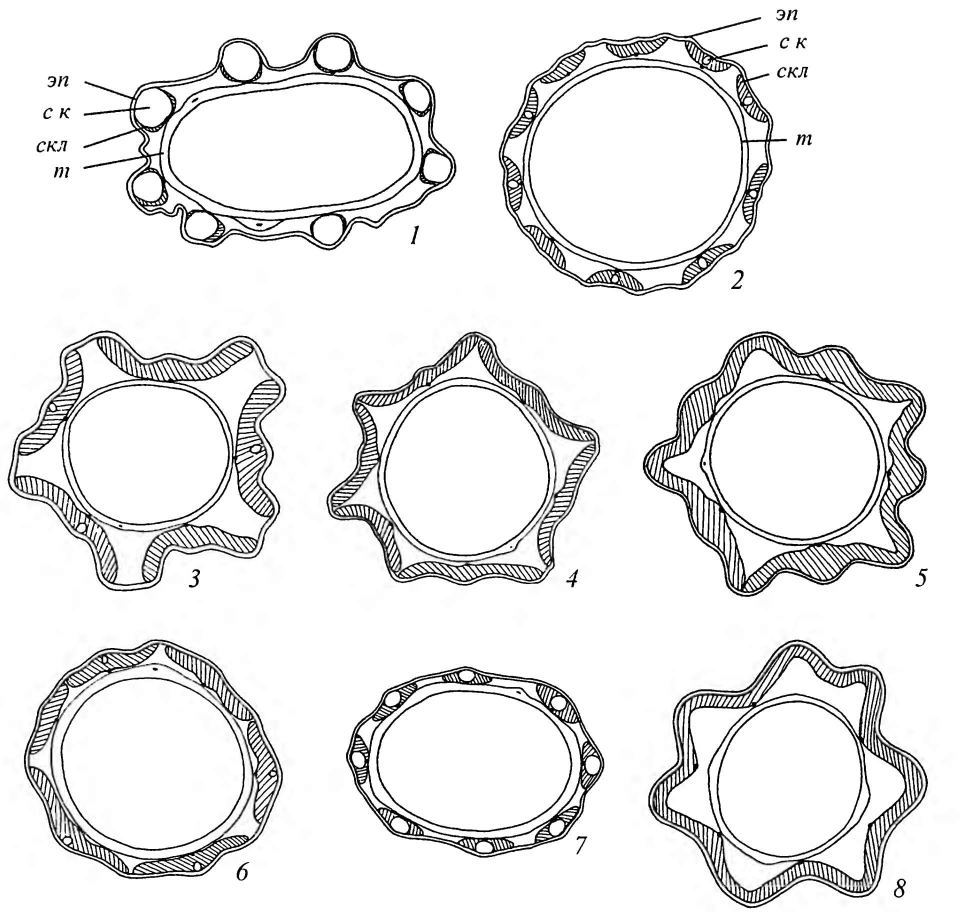


Рис. 1. Схемы поперечных срезов семянок видов рода *Ligularia.*

1 — *L. calthifolia*, *2* — *L. dentata*, *3* — *L. karataviensis*, *4* — *L. robusta*, *5* — *L. thomsonii*, *6* — *L. songarica*, *7* — *L. sagitta*, *8* — *L. glauca*. *с к* — секреторный канал, *скл* — склеренхима, *т* — теста, *эп* — эпидерма.

У исследованных видов секции *Ligularia* относительно тонкая наружная периклинальная стенка клеток экзокарпия кроме 2 видов *L. gnatsukupa* и *L. jaluensis*. Механическая ткань у видов секции развита довольно слабо. По характеру расположения склеренхимы (отдельными тяжами) однородна только серия *Speciosae*. По числу проводящих пучков и секреторных каналов выделяются серии *Speciosae* и *Monocephalae*. В этих сериях у всех изученных видов обычно около 10 проводящих пучков и секреторных каналов. В сериях *Ligularia* и *Racemiferae* число проводящих пучков обычно 5—6, реже — до 7—8, секреторные каналы имеются только у некоторых видов: в серии *Ligularia* — у *L. sibirica* s. l. и *L. hookeri*, в серии *Racemiferae* — у *L. gnatsukupa*, *L. kanaitzensis* и *L. sagitta* (рис. 1, *7*). Число секреторных каналов обычно соответствует числу проводящих пучков.

Семянки видов секции *Senecillis* характеризуются зубчатой поверхностью клеток экзокарпия, только у 2 изученных видов — *L. dictyoneura* и *L. pleurocaulis* — поверхность гладкая, у *L. mongolica* — слегка зубчатая. Толщина наружной периклинальной стенки варьирует. Почти у всех видов тяжи механической ткани слившиеся или почти слившиеся в единое кольцо (рис. 1, *8*) толщиной в 1—3 ряда клеток (рис. 2, *4*), у двух близких видов — *L. glauca* (рис. 2, *5*) и *L. carpatica* — слой ме-

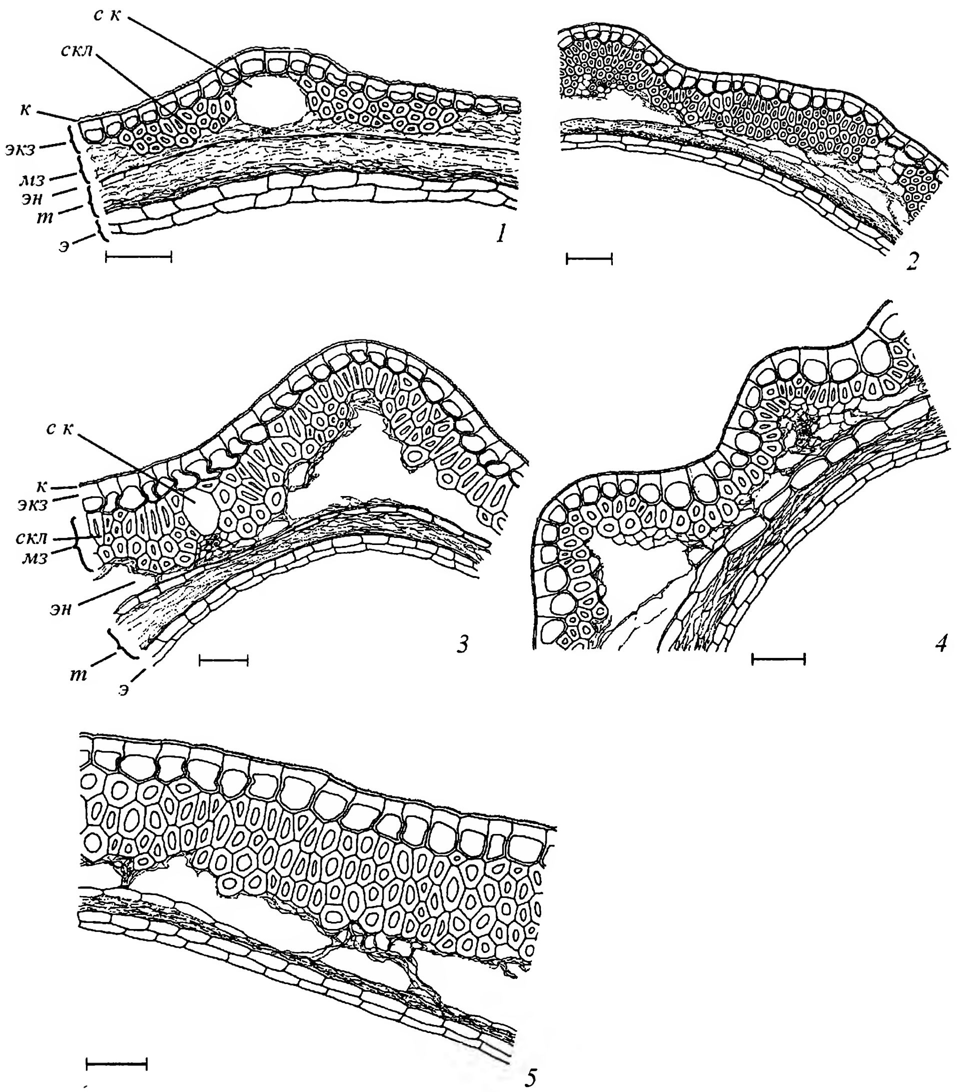


Рис. 2. Фрагменты поперечных срезов семянки видов рода *Ligularia*.

1 — *L. hodgsonii*, *2* — *L. narynensis*, *3* — *L. schmidtii*, *4* — *L. alpigena*, *5* — *L. glauca*. *к* — кутикула, *мз* — мезокарпий, *с к* — секреторный канал, *скл* — склеренхима, *т* — теста, *э* — эндосперм, *экз* — экзокарпий, *эн* — эндокарпий. Масштабная линейка — 50 мкм.

ханической ткани более толстый — 3—4 ряда. Только у *L. mongolica*, *L. tangutorum* и *L. virgaurea* тяжи располагаются отдельно. Число проводящих пучков обычно равно 5—6, реже — до 8. У *L. fauriei* и *L. mongolica* число проводящих пучков около 10. Секреторные каналы присутствуют только у 4 изученных видов. У *L. fauriei*, *L. mongolica* и *L. virgaurea* они расположены над каждым проводящим пучком, у *L. liatroides* — только над 2—3. По наличию секреторных каналов и толщине наружной стенки клеток экзокарпия оказались различимы очень близкие виды *L. tangutorum* и *L. virgaurea*.

Представитель секции *Cyathocephalum* — *L. schmidtii* — по признакам анатомического строения семянок близок видам секции *Senecillis* (рис. 2, *3*).

Обсуждение

Комплекс морфологических и анатомических признаков семянок в основном подтверждает внутриродовое разделение рода *Ligularia*.

Наше исследование показало неоднородность секции *Corymbosae*. Представители серии *Calthifoliae* сильно отличаются по морфологическим и анатомическим признакам от видов других серий. Семянки видов серии *Calthifoliae* крупные с рыжим, буровато-рыжим или красновато-рыжим паппусом, механическая ткань в перикарпии относительно слабо развита, число проводящих пучков обычно 10. В перикарпии всех видов данной серии обнаружены крупные секреторные каналы, соответствующие числу проводящих пучков. Виды серий *Retusae* и *Lapathifoliae* имеют более мелкие семянки с белым или рыжеватым паппусом и немного более развитой механической тканью перикарпия. Число проводящих пучков обычно 5—6, секреторные каналы отсутствуют у большинства изученных видов. Виды серии *Calthifoliae* выделяются также по форме соцветия, которое представляет собой щиток корзинок или широкую кисть из крупных многоцветковых корзинок, тогда как виды серий *Retusae* и *Lapathifoliae* имеют более мелкие корзинки, у многих видов многочисленные, собранные в щиток.

Наше исследование показало, что секция *Stenostegia* единообразна по признакам строения семянок. У всех видов семянки цилиндрические, среднего размера и светлой окраски. Паппус белый или с слегка желтоватым оттенком. Клетки экзокарпия с сильно утолщенной наружной периклинальной стенкой с гладкой поверхностью. Склеренхима перикарпия представлена отдельными тяжами, у части видов сливающимися в кольцо. Число проводящих пучков 5. Секреторные каналы обнаружены только у 2 видов — *L. karataviensis* и *L. songarica*, что подтверждает самостоятельность этих видов, очень слабо отграничивающихся от близкородственных *L. narynensis* и *L. thomsonii*. Так, *L. karataviensis* отличается от *L. narynensis* только отсутствием паутинисто-войлочного опушения на листочках обертки и в основании корзинки. А для разграничения *L. songarica* и *L. thomsonii* более надежны сведения по экологии видов, так как морфологические признаки варьируют и перекрываются.

L. rumicifolia занимает обособленное положение в секции *Stenostegia*. Паппус этого вида с коричневатым оттенком, а в перикарпии имеется большее по сравнению с другими видами данной секции число проводящих пучков. Этот вид также отличается по форме листьев от всех других представителей секции. Однако, несмотря на это, у *L. rumicifolia* отсутствуют вздутые листовые влагалища, что является одним из признаков секции *Stenostegia*. На основании вышеуказанных особенностей этот вид можно выделить в отдельную подсекцию секции *Stenostegia*.[1]

В типовой секции *Ligularia* по морфологическим и анатомическим признакам выделяется серия *Speciosae*. Только у представителей этой серии встречаются веретеновидные и цилиндрически-веретеновидные семянки. У всех видов серии *Speciosae*, включенных в наш анализ, и монотипной серии *Monocephalae* семянки темной окраски, склеренхима расположена отдельными тяжами, а число проводящих пучков перикарпия обычно равно 10. У всех изученных видов обнаружены секреторные каналы. В сериях *Ligularia* и *Racemiferae* семянки цилиндрические, реже цилиндрически-клиновидные, от коричневых до светло-коричневых, склеренхима состоит из тяжей или сливается в кольцо, число проводящих пучков перикарпия 5—7, секреторные каналы обнаружены только у некоторых видов.

---

[1] **Ligularia sect. Stenostegia subsect. Erectae** (H. Koyama) I. D. Illar. comb. et stat. nov. — *Ligularia* sect. *Erectae* H. Koyama, 1968, Mem. Fac. Sci. Kyoto Univ., ser. Biol. 2,1 : 41. Typus: *L. leesicotal* Kitam., 1953, Acta Phytotax. Geobot. (Kyoto) 15 : 74. = *L. rumicifolia* (Drumm.) S. W. Liu.

Секция *Senecillis* однородна по карпологическим признакам, за исключением видов, отнесенных И. А. Поярковой (1961) к ряду *Mongolicae* Pojark. подсекции *Stereochaetae* Pojark. — *L. fauriei* и *L. mongolica*, — имеющих рыжий паппус и 10 проводящих пучков и секреторных каналов. Представители секции *Senecillis* по форме листьев и характеру опушения резко выделяются среди других видов рода, однако по признакам строения семянок мы не видим достаточных оснований для выделения их в отдельный род.

Гибриды, включенные в наш анализ, по признакам строения семянки близки к родительским видам.

Виды серии *Calthifoliae* секции *Corymbosae* рассматриваются в качестве наиболее примитивной группы в роде *Ligularia* (Liu et al., 1994). Исходя из полученных карпологических данных, мы придерживаемся того же мнения и считаем, что 10 проводящих пучков в перикарпии следует рассматривать как древний признак. Редукция числа проводящих пучков в стенке завязи является прогрессивным признаком и характерна для многих представителей сем. *Asteraceae* (Singh, 2002). Вероятно, предок рода *Ligularia* имел семянки с 10 проводящими пучками и отдельно расположенными тяжами механической ткани, в которой находились крупные секреторные каналы. Подобное анатомическое строение семянок можно наблюдать у близкородственного рода *Farfugium*. Мы полагаем, что эволюция семянки в роде *Ligularia* происходила в направлении редукции числа проводящих пучков и секреторных каналов, а также слияния тяжей механической ткани перикарпия, при этом с небольшим увеличением числа рядов клеток. Центром происхождения рода *Ligularia*, возможно, является центральный Китай, где произрастают указанные выше наиболее древние представители рода.

Другие две серии секции *Corymbosae* — *Retusae* и *Lapathifoliae*, — по нашему мнению, более молодые и производные от видов серии *Calthifoliae*. Секция *Stenostegia* является, на наш взгляд, относительно молодой и возникла, по-видимому, от древних представителей секции *Corymbosae*. Основываясь на признаках строения семянки, мы полагаем, что в секции *Ligularia* более древними можно считать серии *Speciosae* и *Monocephalae*, а серии *Ligularia* и *Racemiferae* — более молодыми. В пределах секции *Senecillis* более древними, на наш взгляд, являются виды ряда *Mongolicae* подсекции *Stereochaetae*. Предположительно секция *Senecillis* могла возникнуть от древних представителей серии *Speciosae* секции *Ligularia*, хотя мы не исключаем вероятности происхождения этой секции от общего с родом *Ligularia* предка. Возможно, предок секции *Senecillis* обитал в центральном Китае, где встречаются другие древние виды рода. От этого предка произошли, в одном направлении, виды ряда *Mongolicae*, давшие впоследствии виды секции *Cyathocephalum*, в другом — виды секции *Senecillis*, встречающиеся в настоящее время в юго-западных районах Китая, Тибете, Гималаях, а также горах Средней Азии и Алтае.

Благодарности

Выражаю искреннюю благодарность моему научному руководителю Г. Ю. Конечной за просмотр и правку рукописи, а также Т. И. Кравцовой за ценные советы по вопросам терминологии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александров В. Г., Савченко М. И. Об особенностях истории развития плода и семени в семействе сложноцветных // Тр. Бот. инст. АН СССР. Сер. 7. 1951. Вып. 2. С. 5—98.

Бойко Э. В. К систематике дальневосточных видов рода *Cacalia* L. (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 10. С. 1513—1515.

Бойко Э. В. Сравнительная анатомия оболочек семянок представителей рода *Petasites* Mill. // Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол. 1979. Вып. 1. № 5. С. 44—48.

Илларионова И. Д. Морфологическое и анатомическое строение семянок родов подтрибы *Hieraciinae* (*Cichorieae*, *Asteraceae*) // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков. Тез. докл. СПб., 1998. Т. 1. С. 39.

Илларионова И. Д. Анатомическое строение семянок видов рода *Ligularia* Cass. (*Senecioneae*, *Asteraceae*) // Тез. докл. II Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб., 2002. С. 149—150.

Илларионова И. Д. Род *Ligularia* Cass. (*Asteraceae*) в Центральной Азии // Новости систематики высших растений. 2006. Т. 38. С. 229—244.

Конечная Г. Ю. Карполого-анатомические признаки видов рода *Senecio* s. l. (*Asteraceae*) в связи с их систематикой // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 6. С. 834—842.

Конечная Г. Ю. Особенности анатомического строения перикарпия семянок в роде *Doronicum* L. (*Asteraceae*, *Senecioneae*) // Ботанические исследования в азиатской России: Матер. XI съезда РБО. Барнаул, 2003. Т. 2. С. 59—60.

Меликян А. П., Мурадян Л. Г. Основные направления эволюции перикарпия и спермодермы в подтрибе *Chrysantheminae* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 8. С. 1123—1133.

Пояркова А. И. Род Бузульник — *Ligularia* Cass. // Флора СССР. М.; Л., 1961. Т. 26. С. 788—857.

Сенников А. Н., Илларионова И. Д. Морфологическое и анатомическое строение семянок видов рода *Sonchus* s. l. (*Asteraceae*) // Бот. журн. 2001а. Т. 86. № 5. С. 65—79.

Сенников А. Н., Илларионова И. Д. Морфологическое и анатомическое строение семянок видов рода *Prenanthes* s. l. (*Asteraceae*) // Бот. журн. 2001б. Т. 86. № 10. С. 56—66.

Ханджян Н. С., Мхитарян Ю. А. Анатомическое строение семянок некоторых представителей родов *Senecio* L. и *Ligularia* Cass. // Биол. журн. Армении. 1977. Т. 30. № 6. С. 55—62.

Barthlott W. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects // Nord. J. Bot. 1981. Vol. 1. N 3. P. 345—355.

Barthlott W. Microstructural features of seed surfaces // Syst. Assoc. 1984. Spec. Vol. 25. P. 95—105.

Illarionova I. D. The use of fruit anatomical characters in the taxonomy of *Ligularia* Cass. (*Asteraceae*) // Biodiversity and evolutionary biology. Abstr. 16th Int. Symp. Frankfurt/M., 2003. P. 172.

Jeffrey C., Chen Y. L. Taxonomic studies on the tribe *Senecioneae* (*Compositae*) of Eastern Asia // Kew Bull. 1984. Vol. 39. N 2. P. 205—446.

Kitagawa M. Plantae novae ex Manshuria nec non China boreale // J. Jap. Bot. 1941. Vol. 17. N 4. P. 234—241.

Kitagawa M. Notulae fractae ob florum Asiae Orientalis (III) // J. Jap. Bot. 1947. Vol. 21. N 7—12. P. 137—142.

Lavialle P. Rechercher sur le developpement de l'ovaire en fruit chez les Composées // Ann. Sci. Nat. Bot. 1912. T. 15. P. 39—152.

Liu S. W. *Ligularia* Cass. // Flora reipublicae popularis Sinicae. Beijing, 1989. T. 77. Pt 2. P. 4—115.

Liu S. W., Deng D. S., Liu J. Q. The origin, evolution and distribution of *Ligularia* Cass. (*Compositae*) // Acta Phytotax. Sin. 1994. Vol. 32. N 6. P. 514—524.

Pak J. H. Taxonomic implications of fruit wall anatomy and karyology of *Crepis* sect. *Ixeridopsis* (*Compositae*, *Lactuceae*) // Kor. J. Pl. Tax. 1993. Vol. 23. N 1. P. 11—20.

Pandey A. K., Singh R. P. Development and structure of seeds and fruits in the *Compositae*, tribe *Senecioneae* // Bot. Jahrb. Syst. 1982. Bd 103. N 3. S. 413—422.

Sennikov A. N., Illarionova I. D. Carpological studies in *Asteraceae—Cichorieae*. 1. Subtribe *Hieraciinae* // Komarovia. 2002. N 2. P. 97—125.

Singh B. P. Diversity of vascular system in the wall of inferior ovary in the family *Asteraceae* // J. Jap. Bot. 2002. Vol. 77. N 3. P. 171—176.

Yang C. Y., Keng S. L. Two new species of *Ligularia* Cass. from Xinjiang // J. Aug. 1^{st} Agrical. College. 1995. Vol. 18. N 2. P. 1—5.

SUMMARY

The morphology, anatomy and microsculpture of achene surface in 65 species and 2 hybrids of the genus *Ligularia* have been studied. Types of achenes structure are described. A hypothesis of the evolutionary transformation of the achene in *Ligularia* is proposed. Morphological and anatomical characters of achene give evidence for recognition of the sectional subdivision of the genus. We suppose that presence of 10 vascular bundles is a primitive character. Ser. *Calthifoliae* (sect. *Corymbosae*) is regarded as the most ancient in the genus.

УДК 581.8 +582.682.6 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 1

© М. А. Михайлова,[1] Н. В. Ходорова[2]

К КАРПОЛОГИИ ВИДОВ *CORYDALIS* (*FUMARIACEAE*)

M. A. MIKHAILOVA, N. V. KHODOROVA. ON THE CARPOLOGY OF THE *CORYDALIS* SPECIES (*FUMARIACEAE*)

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: mem_spb@mail.ru
[2] С.-Петербургский государственный университет
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9
Поступила 14.03.2007

Изучено строение перикарпия 34 видов хохлаток, принадлежащих к 17 секциям, с целью выявления новых диагностических признаков для систематики и филогении. Перикарпий состоит из однослойного экзокарпия, многослойного (3—10 слоев) мезокарпия и однослойного эндокарпия. Виды различаются по степени утолщения клеточных стенок экзокарпия и эндокарпия наличием папилл в эндокарпии, конфигурацией сутуральной зоны на поперечном срезе, формой склеренхимного тяжа в этой зоне. Совокупность признаков строения перикарпия может быть использована в систематике на видовом уровне. Для разграничения таксонов надвидового ранга эти признаки недостаточно надежны, но оказываются полезными при характеристике однородности секций.

Ключевые слова: *Corydalis*, карпология, коробочка, перикарпий, анатомия.

В роде *Corydalis* насчитывается около 450 видов травянистых растений, объединенных в 32—36 секций, свойственных Северному полушарию. Видовым разнообразием выделяются Юго-Восточный Китай, Гималаи, Тибет и ряд горных систем Средней Азии. Например, во флоре Тибета хохлатки представлены 92 видами и входят в десятку наиболее многочисленных родов. В 2001 г. мы начали изучать перикарпий плодов хохлаток с целью найти новые диагностические признаки, значимые для систематики и филогении. Были исследованы морфогенез плодов и особенности строения перикарпия 6 видов из 5 секций. Настоящая публикация посвящена результатам изучения строения плодов еще 16 видов из 11 секций и обобщает новые и ранее полученные данные (Михайлова и др., 2003, 2005; Ходорова, Михайлова, 2004).

Для исследования плодов были выбраны секции, представляющие разные жизненные формы хохлаток, а именно по продолжительности жизни (многолетники: секции *Archaeocapnos*, *Bilobatae*, *Racemosae*, *Capnogorium*, *Chrysocapnos*, *Strictae*, *Cremnocapnos*, *Ceratonuber*, *Corydalis*, *Radis-cava*, *Leonticoides*; двулетники: *Sophorocapnos*, *Ramoso-sibiricae*; однолетники: *Chinensis*, *Glauca*, *Aulacostigma*); по ритму сезонного развития (летнезеленые — секции *Archaeocapnos*, *Bilobatae*, *Racemosae*, весеннезеленые — *Corydalis*, *Radis-cava*, *Leonticoides*); по строению подземных органов (корневищно-стержнекорневые формы — *Archaeocapnos*; стержнекорневые многолетники — *Bilobatae*, *Racemosae*, *Capnogorium*; столонообразующие — *Ceratonuber*; секции с клубнями разной природы и генезиса — *Corydalis*, *Radis-cava*, *Leonticoides*). Североамериканские и восточноазиатские хохлатки представлены секциями *Archaeocapnos*, *Glauca*, *Sophorocapnos*, центральноазиатская часть ареала — *Bilobatae*, *Chrysocapnos*, *Strictae*, *Leonticoides*, европейская — секцией *Radis-cava*, евразиатская часть — *Corydalis*. Монотипные секции: *Chinensis*, *Glauca*, *Aulacostigma*, *Ceratonuber*.

Материал и методика

Материалом для работы послужила коллекция Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), фиксированный материал (зрелые плоды), собранный в экспедициях в местах естественного произрастания видов, а также материал из ботанических садов СПбГУ и БИН РАН (табл. 1). Живые растения фиксировались в 70°-м этиловом спирте.

В качестве объекта исследования были взяты зрелые нераскрывшиеся плоды из нижней части соцветия. Зрелость определялась по достижению коробочками линейных размеров зрелого плода, а также по степени развития семян.

При использовании гербарного материала сухие зрелые коробочки предварительно размягчались (не менее 5—7 дней) в смеси спирта, воды и глицерина (1 : 1 : 1). Поперечные срезы перикарпия получали при помощи бритвы, расправляли и просветляли в молочной кислоте и помещали в глицерин. Анализ строения перикарпия для фиксированного материала проводили не менее чем в 5-кратной повторности, для гербарного материала — в 3—4-кратной повторности.

Препараты изучали с помощью светового микроскопа МБИ-3, рисунки делали с использованием рисовального аппарата РА-4. Анализ на лигнин проводили действием флороглюцина и соляной кислоты, на крахмал и млечный сок — раствором иода в иодистом калии.

Результаты и обсуждение

Род *Corydalis* характеризуется паракарпным гинецеем из двух плодолистиков с двумя и более семязачатками, завязь верхняя, продолговатая. Плод — стручковидная коробочка, с сохраняющимся столбиком и рыльцем. Семена располагаются в один или два ряда вдоль швов срастания плодолистиков. Вскрывание коробочки происходит со стороны плодоножки двумя створками. Линия разрыва проходит по пластинкам плодолистиков вдоль швов срастания. Швы в виде рамки, на которой располагаются фуникулусы, сохраняются, а стенки плодолистиков, выпадая из «рамки», некоторое время связаны с плодом в зоне перехода в столбик, позднее они отрываются. Проведенные нами исследования показали, что разрыв створок коробочки происходит по отделительному слою, образованному 2—3 слоями тонкостенных клеток, прилегающих к клеткам паренхимы с утолщенной оболочкой на границе сутуральной зоны. В зоне перехода в столбик отделительная ткань не формируется, и створки остаются соединенными между собой. Для стручковидных коробочек представителей сем. Дымянковых характерна подковообразная, неполная круговая зона вскрывания плода (Brückner, 2000). Р. Е. Левина (1987) называет такой тип вскрывания продольным ламинальным подковообразным. На наш взгляд, это определение наиболее точное.

Морфогенез коробочки изучался на примере *Corydalis nobilis* (секция *Capnogorium*). Вид свойствен Западной Сибири (Алтай), Средней Азии (Зайсанская котло-

ТАБЛИЦА 1

Изученные образцы видов рода *Corydalis*

Секция, вид	Местообитание, распространение	Изученные образцы
Секция *Archaeocapnos* M. Pop. ex Mikhailova *Corydalis caseana* A. Gray	В тенистых, влажных лесах по берегам ручьев и ключей. Центральная часть Тихоокеанского побережья Северной Америки. США, штаты: Орегон, Калифорния, Айдахо, Юта, Колорадо, Нью-Мексика	Pl. of California. Jonesville, Butte County. Alt. 1500 m by humus in the soil as well as by the shade. July, 3, 1929. E. B. Copeland
C. scouleri Hook.	Во влажных тенистых лесах, вдоль ручьев. Центральная часть Тихоокеанского побережья Северной Америки. Канада: Британская Колумбия. США, штаты: Вашингтон, Орегон	Cascade Mountains, Washington. Wet woods. June, 25, 1895. O. D. Allen N 18
Секция *Bilobatae* Mikhailova *Corydalis semenovii* Regel	В лесах из ели Шренка, Казахстан, Киргистан, Китай: Джунгария	Заилийский Алатау. Ущелье р. Западный Талгар. На северном склоне левого берега реки среди слового леса на высоте 230 м. 19 VIII 1943. В. П. Голосков
Секция *Capnogorium* (Bernh.) Irmisch *Corydalis nobilis* (L.) Pers.	Среди кустарников на каменистых склонах, в тенистых ущелья. Россия: Алтай; Казахстан: Зайсанская котловина, хребты Саур, Тарбагай. Китай: Джунгария	С.-Петербург, Ботанический сад СПбГУ. 02.06.2003. Ходорова Н. В.
Секция *Chinensis* (Gorovoy et Basargin) C. Y. Wu et Z. Y. Su *Corydalis bungeana* Turcz.	Около жилья, на стенах строений, залежах, сорничает в полях. Восточная Азия. Китай: провинции Чжили, Кианг-су, Гупе; Россия: Дальний Восток, Приморье. Корея	II. Pekin. Tatarinov 1856
Секция *Chrysocapnos* Wendelbo *Corydalis dasyptera* Maxim.	На глинистых, каменистых склонах у снежников в альпийском поясе. Центральная Азия. Китай: провинции Кансю	Su-tchean 01 VIII 1890. Martin
Секция *Incisae* Fedde *Corydalis inctisa* (Thunb.) Pers.	В зарослях бамбука, Япония: острова Хоккайдо, Хонсю, Сикоку	Japan Prov. Yamashiro: Otokoyama, Yawatatyo, South of Kyoto. G. Murata. 22 IV 1956
Секция *Racemosae* Fedde *Corydalis ophiocarpa* Hook. f. et Thoms.	В лесах из голубой ели на высоте 3000—3500 м. Центральный и Восточный Китай; Япония; Бутан; Сикким	China prov. Hupeh. A. Henry March 1889. N 6884
Секция *Sophorocapnos* Turcz. *Corydalis aurea* Willd.	На рыхлых, часто песчаных почвах, на галечниках по берегам рек и озер, у жилья, вдоль дорог, на пожарищах, предпочитает открытые нарушенные местообитания. Северная Америка. Канада, США, Мексика	Frequent on embankment of Canadien National Raliroad, 1 km southwest of F. T. SASKATCHEWAN about 26 km northwest of Edmonton. 53°41′ N. lat., 113°13′ W. long. Alt 625 m. N 3039. 20.06.1959. Stanwyn g. Shotter, Karl j. Stoul

Corydalis crystallina (Torrey & A. Gray) A. Gray	В светлых лесах, на лугах, пустошах. Северная Америка. США, штаты: Арканзас, Канзас, Миссури, Оклахома, Техас	North America, Orchards, grain fields, etc. Northwest Arkansas. N 125. May. leg. E. L. Harvey
C. curvisiliqua (Engelm.) Kuntze	Светлые леса, склоны холмов. Северная Америка. США, штаты: Айова, Иллинойс, Канзас, Оклахома, Техас	New Mexico. Collected at mangas springs, 18 miles northwest of Silver City, Grant county by O. B. Metcalf. Alt. 4770 feet. April, 19, 1903
C. heterocarpa Zieb. et Zucc.	В светлых, влажных лесах, по берегу моря. Япония: острова Хонсю, Сикоку, Кисю. Северная Корея	Nom. Jap. 4.1907. Yushun Kudo. Япония
C. flavula (Raf.) DC.	Лесные склоны. Юго-Запад Северной Америки. США	In Bedford Co, Virginia. 20 IV 1872. A. H. Curtiss
C. formosana Hayata	На влажных почвах. Китай: провинция Фуцзянь, о-в Тайвань	Kuruo. Taihoku-shu. Taiwan. N 11049
C. pallida Pers.	На голечниках вдоль ручьев и рек, на каменистых осыпях, лесных прогалинах, ветровалах, вдоль дорог, по краю канав, на гарях. Восточная Азия. Россия: Приморье, острова Сахалин, Курилы; Китай: Северо-Восточный; Корея; Япония: острова Хокайдо, Хонсю, Сикоку, Кисю	Приморский край, Уссурийский заповедник им. В. Л. Комарова. Дорога на Шкотово, у границы заповедника. Нарушенный участок у дороги. 31 V 1978. М. А. Михайлова
Секция *Ramoso-sibiricae* Fedde ex Wendelbo *Corydalis impatiens* (Pall.) Fisch.	В лесах, на галечниках, вырубках. Россия: Восточная Сибирь; Монголия. Китай	Иркутская обл., близ истока р. Ангары (из Байкала) у пос. Бутырки, 61-й км от Иркутска, на краю канавы у дороги (два необычно больших многоветвистых экземпляра, которые и были разрезаны). Собр. М. Попов. 29 VII 1955
C. ochotensis Turcz.	В тенистых лесах, у скал, по ручьям и речкам. Восточная Азия. Россия: Дальний Восток; Япония: остров Хонсю. Китай	Экспедиция на Северный Сихотэ-Алинь, 1924 г. Долина р. Ботчи, шестая стоянка. Галечные наносы реки. № 554. 15 VIII 1924. И. Шишкин
C. raddeana Regel	В лесах. Восточная Азия. Россия: Дальний Восток; Япония: острова Хокайдо, Хонсю, Кюсю. Китай: пров. Хейлудзянь. Корея	Экспедиция в Амурскую обл. 1909 г. № 1537, бассейн р. Тырмы. Обнажения на правом берегу р. Тырмы (среднее течение). 23 VII 1909. В. Доктуровский
C. sibirica (L. fil.) Pers.	По речным галечникам, в лесах на опушках, вырубках, пожарищах, у дорог, жилья. Восточная Европа; Россия: Сибирь; Дальний Восток; Северная Монголия. Китай	№ 856. Забайкальская обл., бассейн р. Верхней Ангары, низовья р. Якси, гарь. 22 VII 1922. В. Сукачев и Г. Поплавская

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Секция, вид	Местообитание, распространение	Изученные образцы
Corydalis capnoides (L.) Pers.	На каменистых склонах, скалах, галечниках, кустарниковых зарослях, лесах, на гарях. Европа, Азия	И. В. Кузнецов: экспедиция в Красноярский и Ачинский уезды Енисейской губернии. 1912 г. Енисейская губерния, Красноярский уезд; поля с. Суховузимского (залежи). 13 VI 1912. № 158
Секция *Strictae* (Fedde) Wendelbo *Corydalis stricta* Steph.	На каменистых, щебнистых склонах, мергелевых пестроцветах, песчано-глинистых отложениях, глинисто-солонцеватых местах. Азия. Россия (Алтай); Средняя Азия (Тянь-Шань, Памиро-Алай); Монголия (Монгольский Алтай); Китай (Алтай, Наньшань, Куньлунь, Тибет); Индия (Кашмир, Ладак); Пакистан (Балтистан)	Республика Алтай, Кош-Агачский р-н. Дорога из с. Кокоря в Чаган-Узун. На глинистых склонах. 21 VII 1994. М. А.Михайлова
Секция *Cremnocapnos* Wendelbo *Corydalis rupestris* Kotschy ex Boiss.	На скалах, каменистых склонах. Иран, Афганистан, Пакистан	Афганистан, Prov. Herat: mountain above Cheshmeh Obeh, Kuh-e Darunta. Alt: 2700 m. 11 V 1969. I. Hedge, P. Wendelbo, E. L. Ekberg. N 7837
Секция *Glaucae* M. Pop. ex Mikhailova *Corydalis sempervirens* (L.) Pers.	Нарушенные тенистые местообитания, пожарища, расщелины, горные выступы. Северная Америка	Goose Bay, 53°18′ N, 60°28′ W. Open sandy areas. N 5056. June 20, 1950. Coll. J. M. Gillett, W. I. Findlay
Секция *Aulacostigma* Lidén *Corydalis edulis* Maxim.	Растет на лугах. Восточный Китай	China. W. Hupeh. N 750. E. N. Wilson
Секция *Corydalis* *Corydalis ambigua* Cham. et Schlecht.	В лесах, среди кустарников, по берегам рек и ручьев, на склонах морского побережья. Восточная Азия. Россия: Дальний Восток; Китай; Корея; Япония	Ботанический сад РАН в С.-Петербурге; 08 V 2002. М. А. Михайлова, Н. В. Ходорова
C. bracteata (Steph.) Pers.	В лесах, подгольцовых редколесьях. Сибирь	То же
C. caucasica DC.	В лесах. Кавказ: Малая Азия	» »
C. nudicaulis Regel.	Среди кустарников в поясе чернолесья и термофильных арчевников, на глинистых склонах у снега. Средняя Азия	Таджикистан, правый берег р. Пяндж, окр. кишлака Иола, отроги горы Кугифруш, у снежника. 28 V 1981. № 491. М. А. Михайлова
C. paczoskii N. Busch	Среди кустарников. Восточная Европа, Крым, Причерноморье; Кавказ	Крымская обл., окрестности г. Севастополя, пос. Балаклава у старой Генуэзской башни в зарослях грабовника. 15 IV 1989. М. А. Михайлова, Ф. А. Михайлов

Corydalis solida (L.) Claivr.	В светлых лесах, среди кустарников. Европа, Малая Азия	Ботанический сад РАН в С.-Петербурге; 08 V 2002. М. А. Михайлова, Н. В. Ходорова
Секция *Radix-cava* Irmisch. *Corydalis cava* (L.) Schweig. et Koerte	В лесах. Восточная и Центральная Европа; Кавказ, п-ов Талыш; Скандинавия	Bohemia centralis. In nemore prope vicum Kunratice, haud procul Pragam. Cca 300 m. s. m. 07 V 1958. N 9 leg. J. Nitka
C. marschalliana (Pall. ex Willd.) Pers.	В лесах, среди кустарников. Восточная Европа, Кавказ, Малая Азия, Северный Иран	Крымская обл., окрестности г. Севастополя, г. Белокаменск-2 (Инкерман). Инкерманская долина. Дубовое криволесье. 12 IV 1989. М. А. Михайлова, Ф. А. Михайлов
Секция *Leonticoides* DC. *Corydalis ledebouriana* Kar. et Kir.	На глинистых, реже каменистых склонах, в арчевых лесах, чернолесье, в среднем и верхнем поясе гор у пятен тающего снега. Казахстан; Средняя Азия; Северо-Восточный Афганистан; Пакистан: Читрал; Китай: Синьцзян	Средняя Азия, система Кугитанг, горы Тор-Капчигай. 12 IV 1977. М. А. Михайлова
Секция *Ceratotuber* M. Pop. *Corydalis buschii* Nakai	На мокрых лугах, влажных лесных полянах. Россия: Приморский край; Китай: Северо-Восточный, провинция Гирин. Северная Корея	Mandshuriae Rossicae. Долина Ушагоу. Урема на острове. 27 V 1896. В. Л. Комаров

вина, хребты Саур и Тарбагатай), Северо-Западному Китаю, где встречается в лесах, среди кустарников, на каменистых склонах, в тенистых ущельях, на скалах. По мнению ряда исследователей (Попов, 1953; Безделева, 1976; Михайлова, 1983), *C. nobilis* обладает рядом архаичных черт: летнезеленый, стержнекорневой травянистый поликарпик, длительно моноподиально нарастающий, с розеткообразующими полициклическими побегами, что позволяет поместить его в основании филогенетической системы рода.

Стенка завязи *C. nobilis* представлена 9 слоями одинаковых плотно лежащих клеток с густой цитоплазмой. Видимые различия в строении плода наблюдаются при длине 10 мм, ширине 1.5 мм (семязачатки 300 мкм дл. и 370 мкм шир.): клетки экзокарпия отличаются более крупными размерами по сравнению с клетками других слоев перикарпия (рис. 1, *1*). К этому моменту жилки представлены прокамбием. Выростов створок над сутуральной областью еще нет (рис. 1, *3*).

В дальнейшем идет утолщение наружных оболочек клеток экзокарпия и увеличение размеров клеток эндокарпия. В проводящих пучках выделяются элементы протоксилемы и флоэмы. В мезокарпии появляются клетки-идиобласты (рис. 1, *2*). Створки коробочки разрастаются за счет антиклинальных делений и растяжения клеток; над сутуральной областью формируются крыловидные выросты (рис. 1, *4*).

Утолщение клеточных оболочек эндокарпия, формирование элементов метаксилемы, утолщение клеточных оболочек механических волокон в сутуральной области (тяж над проводящими пучками) наблюдаются у плода 15 мм дл., 4 мм шир. (семена достигают при этом 730 мкм дл. и 620 мкм шир.) (рис. 1, *5*). Дальнейшее развитие механических элементов в сутуральной области идет в направлении к адаксиальной стороне (подкова вокруг проводящих пучков).

К моменту завершения роста семени и развития плода (коробочки 20 мм дл. и 7 мм шир.) клетки эндокарпия формируют папиллы, волокна склеренхимы в сутуральной области одревесневают, образуя кольцо вокруг проводящих пучков. Прилегающие к механическим волокнам клетки створки остаются тонкостенными. Они формируют отделительный слой (рис. 1, *6*).

Рост сутуральных областей быстро прекращается и ограничивает разрастание створок. Поскольку рост семян продолжается, коробочка растет в ширину за счет растяжения в тангентальном направлении клеток мезокарпия, и за счет антиклинальных делений и растяжения клеток створки формируются крыловидные выросты, выступающие над сутуральной зоной.

Перикарпий всех изученных видов рода *Corydalis* имеет общий план строения. Его толщина на поперечном срезе варьирует от 35 до 450 мкм (табл. 2).

Экзокарпий образован одним слоем клеток, вытянутых в тангентальном направлении. Оболочка клеток может быть в разной степени утолщена: для большинства изученных видов характерно утолщение только наружной стенки, например у видов *C. bracteata*, *C. cava*, *C. impatiens*, *C. marschalliana* (рис. 2, *1*; табл. 2). Клеточная оболочка может быть не утолщена вовсе: *C. bungeana*, *C. crystalina*, *C. edulis*, *C. sempervirens* (рис. 2, *3*, *4*) и ряд других видов (табл. 2); утолщена равномерно: *C. semenovii* (рис. 2, *2*; табл. 2). У вида *C. dasyptera*, принадлежащего к секции *Chrysocapnos*, толщина оболочки почти равна высоте клетки. У *C. crystallina* (секция *Sophorocapnos*) часть клеток экзокарпия образует очень крупные папиллозные выросты 100—120 мкм дл. (рис. 2, *4*).

Мезокарпий на поперечном срезе представлен разным числом клеточных слоев: от 3 (*C. ophiocarpa*) до 10 (*C. sibirica*) (табл. 2). У одних видов клетки мезокарпия пустые, у других заполнены крахмальными зернами. У всех изученных видов в мезокарпии присутствуют секреторные клетки, заполненные млечным соком. Их рас-

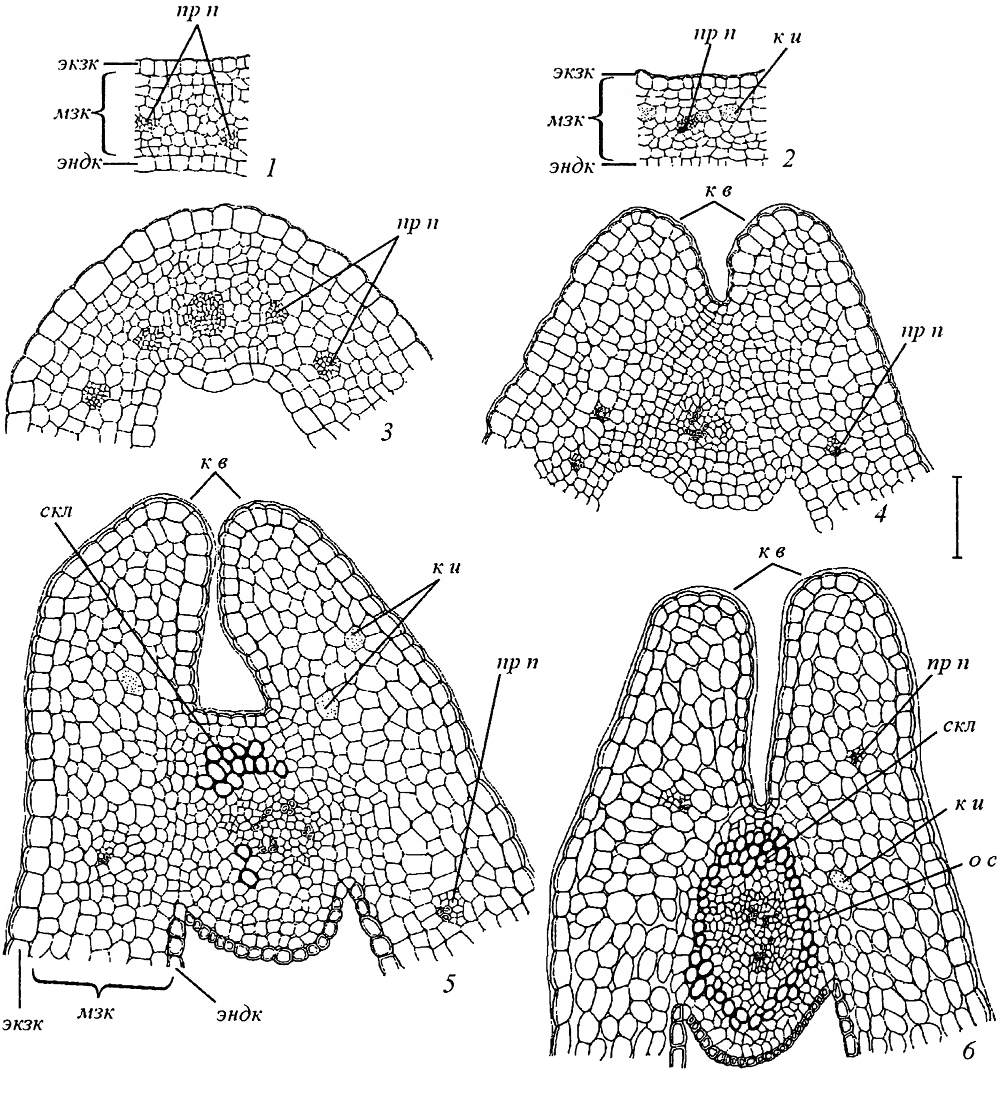


Рис. 1. Развитие плода *Corydalis nobilis*.

1, *2* — поперечные срезы стенки плода; *3—6* — поперечные срезы сутуральной зоны. *1*, *3* — коробочка 10 мм дл., 1.5 мм шир.; *2*, *4* — коробочка 13 мм дл., 2.5 мм шир.; *5* — коробочка 15 мм дл., 4 мм шир.; *6* — зрелая коробочка. *к в* — крыловидные выросты, *к и* — клетка-идиобласт, *мзк* — мезокарпий, *о с* — отделительный слой, *пр п* — проводящий пучок, *скл* — склеренхимные волокна, *экзк* — экзокарпий, *эндк* — эндокарпий. Масштабная линейка — 0.1 мм.

положение чаще приурочено к области проводящих пучков. У некоторых видов вокруг проводящих пучков есть склеренхимная обкладка (*C. stricta*, *C. sempervirens*, *C. dasyptera*; рис. 2, *5*).

Эндокарпий образован одним слоем клеток, на поперечном срезе клетки обычно крупные, у большинства видов прямоугольной формы (секции *Sophorocapnos* и *Ramoso-sibiricae*). У ряда изученных видов клетки эндокарпия образуют сосочковидные выросты (папиллы), обращенные в полость плода (рис. 2, *1*, *2*; табл. 2). Возможно, их наличие связано с обеспечением дополнительного увлажнения завязи, так как на клеточных стенках заметны очень крупные поры, что придает этим клет-

ТАБЛИ

Сравнительная характеристика строения

Секция, вид	Морфология коробочки			Пери	
	форма	размер, мм	расположение семян	толщина перикарпия, мкм	экзокарпий, клеточные оболочки
Sect. *Archaeocapnos* M. Pop. ex Mikhailova *C. caseana* A. Gray	Продолговатая	10—15 дл., 3—4 шир.	Однорядное	150—160	Утолщены
C. scouleri Hook.	Обратнояйцевидная	18 дл., 4 шир.	»	200—220	Не утолщены
Sect. *Bilobatae* Mikhailova *C. semenovii* Regel	Линейная	15—18 дл., 2—3 шир.	»	125—150	Равномерно утолщены
Sect. *Capnogorium* (Bernh.) Irmisch *C. nobilis* (L.) Pers.	Продолговатая или эллиптическая	10—20 дл., 5—7 шир.	Двурядное	280	Утолщена наружная тангентальная стенка
Sect. *Chinensis* (Gorovoy et Basargin) C. Y. Wu et Z. Y. Su *C. bungeana* Turcz.	Продолговато-овальная	13—15 дл., 4—5 шир.	»	85—105	Не утолщены
Sect. *Chrysocapnos* Wendelbo *C. dasyptera* Maxim.	Продолговатая	10 дл., 4 шир.	Однорядное	190—200	Равномерно утолщены
Sect. *Incisae* Fedde *C. incisa* (Thunb.) Pers.	Ланцетная	15 дл., 3—3.5 шир.	Двурядное	95—105	Не утолщены
Sect. *Racemosae* Fedde *C. ophiocarpa* Hook. f. et Thoms.	Линейная, много раз изогнутая	30 дл., 4—5 шир.	Однорядное	110—120	» »
Sect. *Sophórocapnos* Turcz. *C. aurea* Willd.	Линейная четковидная	30—40 дл., 3—4 шир.	»	150—160	Утолщена наружная тангентальная стенка
C. crystallina (Torrey et A. Gray)	Ланцетная	14—18 дл., 3—4 шир.	»	280—310	Утолщена наружная тангентальная стенка, часть клеток образуют папиллы
C. curvisiliqua (Engelm.) Kuntze	»	20—25 дл., 2—3 шир.	»	170—180	Утолщена наружная тангентальная стенка
C. flavula (Raf.) DC.	Линейная	14—22 дл., 2—2.5 шир.	»	120—130	То же

ЦА 2

коробочек видов рода *Corydalis*

карпий			Сутуральная зона	
мезокарпий	эндокарпий			
число слоев	форма клеток на поперечном срезе	наличие и величина пор	конфигурация на поперечном срезе	форма склеренхимного тяжа
6—7	Клеточные оболочки не утолщены, папилл нет	Отсутствуют	Выросты створок образуют небольшое углубление; внутренняя сторона не вдается в полость коробочки	Тяж над проводящими пучками
7	То же	»	Гладкая; внутренняя сторона слегка вдается в полость коробочки	Подкова вокруг проводящих пучков
4	Клеточная оболочка равномерно утолщена; папиллы, заостренные на конце	Равномерно распределены по оболочке	То же	Кольцо вокруг проводящих пучков и дополнительные тяжи в каждой створке
7—8	Клеточная оболочка равномерно утолщена; папиллы, туповатые на конце	Отсутствуют	Выросты образуют глубокую широкую щель; внутренняя сторона слегка вдается в полость коробочки	Кольцо вокруг проводящих пучков
7	Клеточная оболочка равномерно утолщена; папиллы треугольной формы	Придают оболочке четковидные очертания	То же	То же
9	Клеточные оболочки равномерно утолщены, папилл нет	Отсутствуют	» »	» »
4	Клеточные оболочки не утолщены, папилл нет	»	Гладкая; внутренняя сторона слегка вдается в полость коробочки	Тяж над проводящими пучками
3	Клеточные оболочки равномерно утолщены, папилл нет	Равномерно распределены по оболочке	Выросты образуют углубление; внутренняя сторона не вдается в полость коробочки	Кольцо вокруг проводящих пучков и дополнительные тяжи в каждой створке
6	То же	То же	Выросты образуют глубокую щель; внутренняя сторона сильно вдается в полость коробочки	Кольцо вокруг проводящих пучков
8—9	» »	» »	Гладкая; внутренняя сторона сильно вдается в полость коробочки	То же
7	» »	» »	То же	» »
5—6	» »	» »	Выросты створок образуют небольшое углубление; внутренняя сторона не вдается в полость коробочки	» »

Секция, вид	Морфология коробочки			Пери	
				толщина перикарпия	экзокарпий
	форма	размер, мм	расположение семян	мкм	клеточные оболочки
Corydalis formosana Hayata	Продолговато-овальная	15—17 дл., 5 шир.	Двурядное	40—45	Утолщена наружная тангентальная стенка
C. heterocarpa Zieb. et Zucc.	Линейная	40—45 дл., 4 шир.	»	100—110	То же
C. pallida Pers.	Линейная четковидная	30—40 дл., 3—4 шир.	Однорядное	150—160	Утолщена наружная тангентальная стенка
Sect. *Ramoso-sibiricae* Fedde ex Wendelbo *C. impatiens* (Pall.) Fisch	Линейная	10—12 дл., 2 шир.	»	125—140	То же
C. ochotensis Turcz.	Обратнопродолговатая	8—12 дл., 3—4 шир.	»	120—130	Не утолщены
C. raddeana Regel	Линейная	10—12 дл., 2—2.5 шир.	»	105—125	» »
C. sibirica (L. fil.) Pers.	Обратнопродолговатая	5—15 дл., 3—4 шир.	»	120—130	» »
C. capnoides (L.) Pers.	Линейная	25 дл., 2 шир.	»	110—120	Равномерно утолщены
Sect. *Strictae* (Fedde) Wendelbo *C. stricta* Steph.	Продолговато-овальная	30—36 дл., 6—10 шир.	»	440—450	Утолщена наружная тангентальная стенка
Sect. *Cremnocapnos* (Wendelbo) Mikhailova *C. rupestris* Kotschy ex Boiss.	Продолговато-овальная, заостренная в носик	14—17 дл., 5—7 шир.	»	175—185	Не утолщены
Sect. *Glauca* M. Pop. ex Mikhailova *C. sempervirens* (L.) Pers.	Линейная	30—35 дл., 1.5—1.8 шир.	»	90—120	» »
Sect. *Aulacostigma* Lidén *C. edulis* Maxim.	»	18—20 дл., 2—2.5 шир.	»	70—80	» »
Sect. *Corydalis* *C. ambigua* Cham. et Schlacht.	Линейная четковидная	10—15 дл., 2—3 шир.	Двурядное	110—125	Утолщены наружные тангентальные стенки

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

карпий			Сутуральная зона	
мезокарпий	эндокарпий			
число слоев	форма клеток на поперечном срезе	наличие и величина пор	конфигурация на поперечном срезе	форма склеренхимного тяжа
4	Клеточные оболочки равномерно утолщены, папилл нет	Равномерно распределены по оболочке	Гладкая; внутренняя сторона сильно вдается в полость коробочки	Кольцо вокруг проводящих пучков
4	» »	» »	Гладкая; внутренняя сторона слегка вдается в полость коробочки	Кольцо вокруг проводящих пучков и дополнительные тяжи в каждой створке
6	» »	» »	Выросты образуют глубокую щель; внутренняя сторона сильно вдается в полость коробочки	Кольцо вокруг проводящих пучков
9	Клеточные оболочки не утолщены, папилл нет	Отсутствуют	Выросты образуют неглубокую щель; внутренняя сторона не вдается в полость коробочки	Тяж над проводящими пучками, вытянутый в абаксиальном направлении
5—6	То же	»	Гладкая; внутренняя сторона не вдается в полость коробочки	То же
6—8	» »	»	То же	» »
8—10	» »	»	Выросты образуют неглубокую щель; внутренняя сторона не вдается в полость коробочки	» »
5	Клеточные оболочки равномерно утолщены; папиллы, заостренные на конце	Равномерно распределены по оболочке	Выросты образуют глубокую щель; внутренняя сторона не вдается в полость коробочки	Кольцо вокруг проводящих пучков
7—8	Клеточные оболочки равномерно утолщены, папилл нет	Распределены группами по оболочке	То же	Подкова вокруг проводящих пучков и дополнительные тяжи в каждой створке
6	Утолщены наружные тангентальные оболочки	Равномерно распределены по оболочке	Выросты образуют неглубокую щель; внутренняя сторона сильно вдается в полость коробочки	Кольцо вокруг проводящих пучков и дополнительные тяжи в каждой створке
5	Клеточные оболочки равномерно утолщены, папилл нет	То же	Гладкая; внутренняя сторона не вдается в полость коробочки	Подкова вокруг проводящих пучков и дополнительные тяжи в каждой створке
8	Клеточные оболочки не утолщены, папилл нет	Отсутствуют	Выросты створок образуют глубокую щель; внутренняя сторона слегка вдается в полость коробочки	Кольцо вокруг проводящих пучков
4	Клеточные оболочки не утолщены; папиллы с оттянутым концом	Равномерно распределены по оболочке, придают оболочке четковидные очертания	То же	Подкова вокруг проводящих пучков

Секция, вид	Морфология коробочки			Пери	
				толщина перикарпия	экзокарпий
	форма	размер, мм	расположение семян	мкм	клеточные оболочки
Corydalis bracteata (Steph.) Pers.	Ланцетная, заостренная в носик	15—20 дл., 3—4 шир.	Двурядное	180—190	Утолщены наружные тангентальные стенки
C. caucasica DC.	Линейная заостренная	20 дл., 2.5—3 шир.	Однорядное	115—125	То же
C. nudicaulis Regel	Линейно-ланцетная	10—15 дл., 2 шир.	»	190—200	» »
C. paczoskii N. Busch	Линейная	25 дл., 3 шир.	»	240—250	» »
C. solida (L.) Claivr.	Продолговатая	10—12 дл., 3—4 шир.	Двурядное	190—200	» »
Sect. *Radix-cava* Irmisch *C. cava* (L.) Schweig et Koerte	»	40—45 дл., 4—5 шир.	»	155—165	» »
C. marchalliana (Pall. ex Willd.) Pers.	Линейная	20—25 дл., 5—6 шир.	»	200—210	» »
Sect. *Leonticoides* DC. *C. ledebouriana* Kar. et Kir.	Овальная	15—20 дл., 3—4 шир.	Однорядное	90—100	» »
Sect. *Ceratotuber* M. Pop. *C. buschii* Nakai	Линейная, слегка четковидная	20—25 дл., 1.5—2 шир.	»	75—110	Не утолщены

кам сходство с гидроцитами. До настоящего момента наличие папилл в эндокарпии отмечалось исключительно для клубневых видов (Brückner, 1992a, 1993; Михайлова и др., 2003). Однако нами было показано, что некоторые неклубневые виды (*C. semenovii*, *C. bungeana*, *C. nobilis*), относящиеся к монотипным секциям, а также вид *C. capnoides*, занимающий спорное положение в секции *Ramoso-sibirica*, характеризуются наличием папилл.

Оболочки клеток эндокарпия либо равномерно утолщены (рис. 2, *1—4*; табл. 2), либо у части неклубневых видов (*C. raddeana*, *C. caseana*, *C. incisa*) клетки ос-

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

карпий			Сутуральная зона	
мезокарпий	эндокарпий			
число слоев	форма клеток на поперечном срезе	наличие и величина пор	конфигурация на поперечном срезе	форма склеренхимного тяжа
6	Клеточные оболочки не утолщены; папиллы треугольной формы	Отсутствуют	Выросты образуют два бугра над углублением; внутренняя сторона не вдается в полость коробочки	Подкова вокруг проводящих пучков
4—5	Клеточные оболочки не утолщены; папиллы, туповатые на конце	Равномерно распределены по оболочке, придают оболочке четковидные очертания	Выросты образуют небольшое углубление; внутренняя сторона не вдается в полость коробочки	Тяж над проводящими пучками
5—6	Клеточные оболочки не утолщены; папиллы с оттянутым концом	То же	Гладкая; внутренняя сторона не вдается в полость коробочки	Подкова вокруг проводящих пучков
5—6	Клеточные оболочки не утолщены; папиллы, заостренные на конце	Отсутствуют	Выросты образуют два бугра над углублением; внутренняя сторона не вдается в полость коробочки	Тяж над проводящими пучками
4	Клеточные оболочки не утолщены; папиллы, туповатые на конце	»	Выросты образуют неглубокую щель; внутренняя сторона не вдается в полость коробочки	Тяж над проводящими пучками
6	Утолщены наружные тангентальные оболочки; папиллы, туповатые на конце	»	Гладкая; внутренняя сторона не вдается в полость коробочки	То же
5—6	Клеточные оболочки равномерно утолщены; папиллы с заостренным концом	»	То же	Кольцо вокруг проводящих пучков
7—8	Клеточные оболочки не утолщены; папиллы, туповатые на конце	Равномерно распределены по оболочке, придают оболочке четковидные очертания	Выросты образуют широкую глубокую щель; внутренняя сторона не вдается в полость коробочки	Подкова вокруг проводящих пучков
3	Клеточные оболочки равномерно утолщены; папиллы, туповатые на конце	Поры равномерно распределены по оболочке	Гладкая; внутренняя сторона не вдается в полость коробочки	Тяж над проводящими пучками

таются тонкостенными. Кроме того, виды заметно различаются по наличию или отсутствию пор в оболочке клеток эндокарпия, их размерам и расположению. Поры могут быть равномерно распределены по оболочке и быть очень крупными, что придает оболочке четковидные очертания — в основном у представителей секции *Corydalis* (рис. 2, *5*), а также у *C. bungeana*, принадлежащего к монотипной секции *Chinensis*. У вида *C. stricta* поры распределены по оболочке не равномерно, а группами на определенных участках клеточных стенок (рис. 2, *6*).

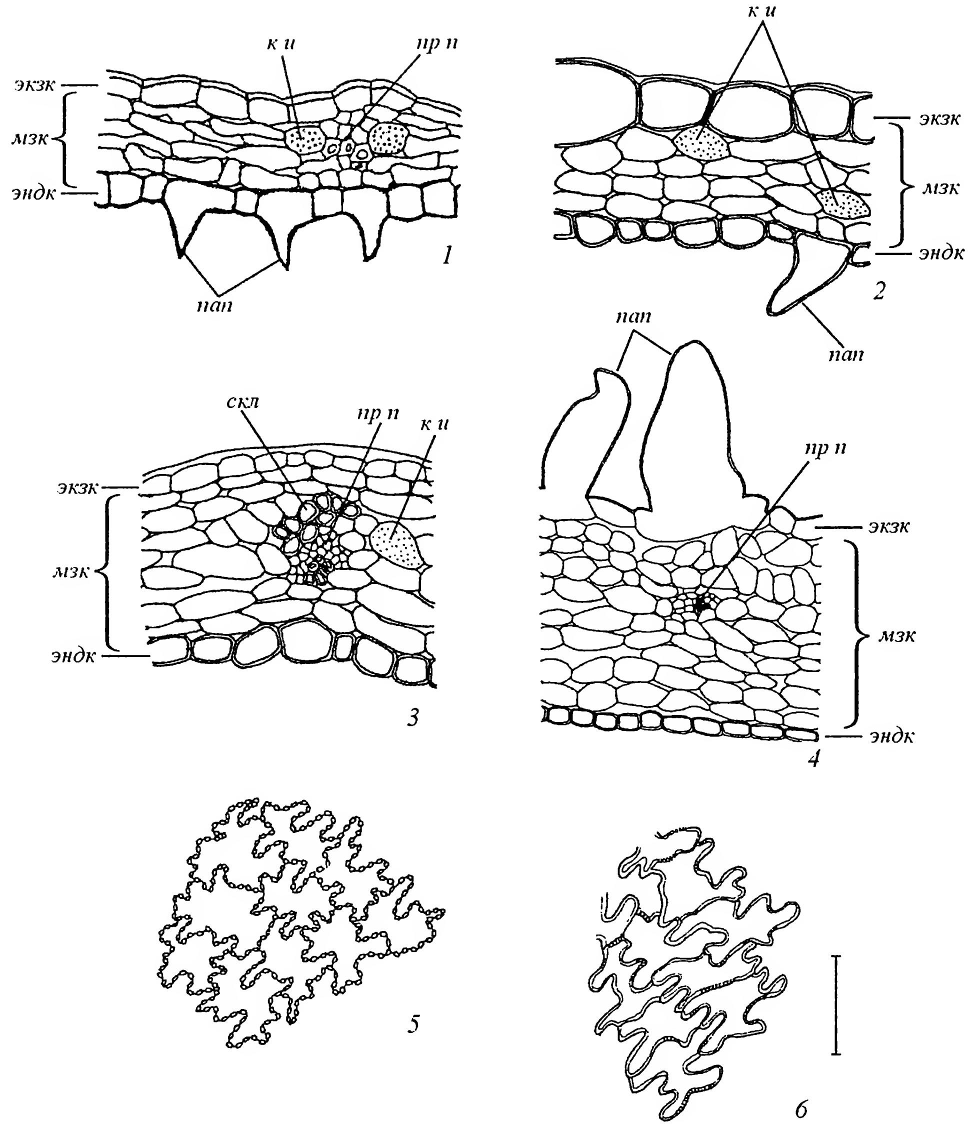


Рис. 2. Строение перикарпия видов рода *Corydalis*.

1—*4* — поперечные срезы стенки плода: *1* — *C. marschalliana*; *2* — *C. semenovii*; *3* — *C. sempervirens*; *4* — *C. crystallina*; *5*, *6* — строение эндокарпия в плане: *5* — *C. ambigua*, *6* — *C. stricta*. *пап* — папиллы, *скл* — склеренхимная обкладка. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка — 0.1 мм.

Наибольшие различия между видами наблюдаются по строению сутуральной зоны. На поперечном срезе ее конфигурация определена степенью разрастания створок наружной стороны коробочки и плацентарной зоны, обращенной в полость плода. Наружная сторона сутуральной зоны может быть либо гладкой (нет выростов створок, например, у *C. incisa*, *C. formosana*, *C. marschalliana*, рис. 3, *1*; табл. 2), либо выросты створок могут образовывать глубокую узкую или неглубокую широкую щель (у *C. nobilis*, *C. aurea*, *C. stricta*, рис. 3, *4*; табл. 2). Внутренняя сторона этой зоны в разной степени вдается в полость коробочек, особенно сильно у некоторых видов секции *Sophorocapnos* (табл. 2).

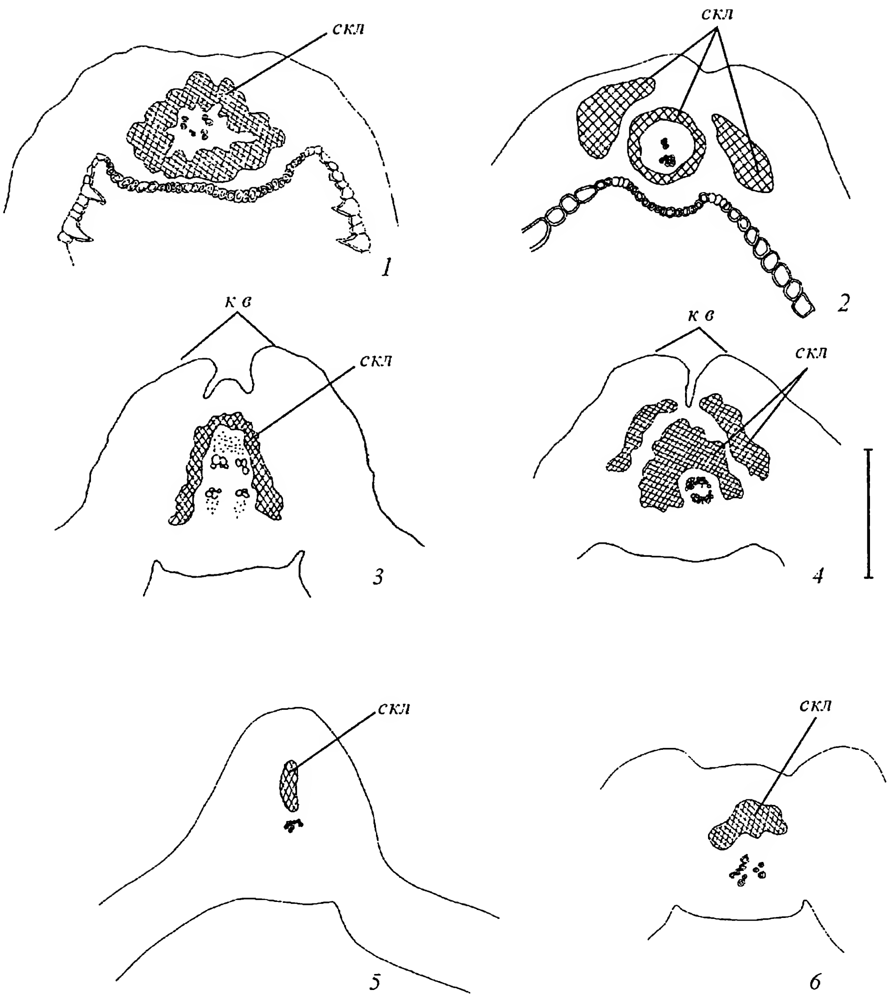


Рис. 3. Строение перикарпия видов рода *Corydalis*.

1—6 — поперечные срезы сутуральной зоны: *1* — *C. marschalliana*. *2* — *C. rupestris*, *3* — *C. ledebouraiana*, *4* — *C. stricta*, *5* — *C. sibirica*, *6* — *C. paczoskii*. Обозначения те же, что и на рис. 1 и 2. Масштабная линейка — 0.1 мм.

В области срастания плодолистиков все виды имеют механические волокна, что обеспечивает вскрывание плода. Объем механической ткани связан с размером коробочки: для длинных коробочек с узкими створками отмечается больший объем склеренхимы (*C. sempervirens*, *C. semenovii*). Характер расположения склеренхимной ткани у видов может быть следующим:

— кольцо, внутри которого находятся проводящие пучки (*C. marschalliana* и некоторые другие виды — рис. 3, *1*; табл. 2);

— кольцо и дополнительные тяжи в каждой створке (*C. semenovii*, *C. rupestris*, *C. ophiocarpa* — рис. 3, *2*; табл. 2);

— подкова, концы которой обращены в полость коробочки и ограничивают проводящие пучки с дорсальной стороны (виды секций *Corydalis*, *Leonticoides* — рис. 3, *3*; табл. 2);

— подкова и дополнительные тяжи в каждой створке (*C. stricta* и *C. sempervirens* — рис. 3, *4*; табл. 2);

— тяж над проводящими пучками (виды секций *Corydalis*, *Ramoso-sibiricae*, *Ceratotuber*, *Incisae* — рис. 3, *5*, *6*; табл. 2).

Форма сутуральной зоны на поперечном срезе и расположение механической ткани в ней рассматриваются как наиболее важные диагностические признаки (Kim, Oh, 1987; Oh, Kim, 1988; Brückner, 1992a, b; 1993, 2000; Fukuhara, Lidén, 1995; Михайлова и др., 2003, 2005). Следует отметить, что все изученные виды секции *Sophorocapnos* имеют однообразное строение зоны срастания плодолистиков. Это характерно и для всех видов секции *Ramoso-sibiricae*, за исключением вида *C. capnoides*, который выделяют в самостоятельную секцию (Wu, 1999), возможно вполне обоснованно.

Иногда *C. marschalliana* рассматривают в качестве подвида *C. cava* секции *Radix-cava* (Lidén, 1996). Мы считаем их самостоятельными видами, что подтверждается рядом признаков, в том числе и разным строением сутуральной зоны. Сравнительно недавно *Corydalis sempervirens* выделена в самостоятельный род *Capnoides sempervirens*, а *Corydalis lutea* — в род *Pseudofumaria lutea* (Lidén, 1993). Однако, по нашим данным, оба вида имеют такое же строение сутуральной зоны, как и другие представители рода *Corydalis*, что лишний раз подтверждает необоснованность дробления рода.

Заключение

Изучение анатомического строения плодов представителей рода *Corydalis* показало, что виды различаются:

— по степени утолщения клеточных стенок экзокарпия и эндокарпия,
— по наличию или отсутствию папилл в эндокарпии,
— по конфигурации сутуральной зоны на поперечном срезе,
— по форме склеренхимного тяжа в этой зоне.

В пределах хорошо обособленных секций *Sophorocapnos* и *Ramoso-sibiricae* наблюдается единообразное строение перикарпия.

Для молодых, бурно развивающихся секций, таких как *Corydalis*, характерно разнообразное анатомическое строение плодов.

Впервые для неклубневых видов (*C. semenovii*, *C. bungeana*, *C. nobilis*) отмечается наличие папилл в эндокарпии. Эти виды принадлежат к монотипным секциям. Других особых признаков перикарпия для исследованных монотипных секций не обнаружено.

Данные по строению перикарпия у видов *C. marschalliana* и *C. cava* (секция *Radix-cava*) говорят о необходимости сохранения их в качестве самостоятельных видов. Строение перикарпия *C. capnoides* наряду с другими признаками подтверждает обоснованность выделения этого вида в самостоятельную монотипную секцию. Виды *C. sempervirens* и *C. lutea* следует рассматривать в пределах рода *Corydalis* (Brückner, 1993), а не как самостоятельные рода (Lidén, 1993).

Проведенное исследование показало, что признаки строения перикарпия можно использовать для целей систематики на видовом уровне. Для разграничения таксонов секционного ранга в большинстве случаев они являются недостаточно надежными.

Благодарности

Авторы выражают глубокую благодарность доценту кафедры ботаники биолого-почвенного факультета СПбГУ Г. М. Борисовской за участие и помощь в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Безделева Т. А. Морфогенез и эволюционные отношения жизненных форм некоторых видов рода *Corydalis* Vent.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1976. 16 с.

Левина Р. Е. Морфология и экология плодов. Л., 1987. 160 с.

Михайлова М. А. Род *Corydalis* Vent. во флоре СССР. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1983. 20 с.

Михайлова М. А., Борисовская Г. М., Ходорова Н. В. Строение перикарпия у видов рода *Corydalis* (*Fumariaceae*) // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 12. С. 59—67.

Михайлова М. А., Борисовская Г. М., Ходорова Н. В. Строение коробочек представителей секции *Sophorocapnos* и *Ramoso-sibiricae* рода *Corydalis* (*Fumariaceae*) // Вест. СПбГУ. 2005. Сер. 3. Вып. 1. С. 25—34.

Попов М. Г. Род хохлатка — *Corydalis* Medic. // Флора СССР. М.; Л., 1937. Т. 7. С. 646—717.

Ходорова Н. В., Михайлова М. А. Морфогенез плодов рода *Corydalis* D C. (*Fumariaceae*) на примере хохлатки благородной // Матер. VIII Молодежн. конф. ботаников в г. Санкт-Петербурге, 2004. С. 112—113.

Brückner C. Gynoecium morphology and fruit anatomy in *Pseudofumaria* Medik. (*Fumariaceae*), with a discussion of carpellary composition // Bot. Jahrb. Syst. 1992a. Bd 114. N 2. S. 251—274.

Brückner C. Gynoecium ontogeny and carpology in *Corydalis* DC. section *Cheilanthifoliae* Liden (*Fumariaceae*) // Flora. 1992b. Vol. 187. P. 299—316.

Brückner C. Comparative carpology in the tuber-bearing sections and sect. *Capnogorium* of *Corydalis* DC. (*Fumariaceae*) // Bot. Jahrb. Syst. 1993. Bd 115. N 3. S. 367—420.

Brückner C. Clasification of the carpel number in *Papaverales*, *Capparales*, and *Berberidaceae* // Bot. Rev. 2000. Vol. 66. N 2. P. 155—307.

Fukuhara T., Lidén M. Pericarp anatomy in *Fumariaceae* — *Fumarioideae* // Bot. Jahrb. Syst. 1995. Bd 117. N 4. S. 499—530.

Kim Y.S., Oh B.U. A taxonomic study korean *Corydalis* on the anatomical characters // Korean J. Plant. Tax. 1987. Vol. 17. P. 167—188.

Lidén M. Corydalis // Flora Europaea. 1993.Vol. 1. P. 303—305.

Lidén M. New taxa of tuberous *Corydalis* (*Fumariaceae*) // Willdenowia. Berlin, 1996. Vol. 26. N 1/2. P. 23—35.

Oh B. U., Kim Y. S. The taxonomic characters of Korean *Corydalis* (*Fumariaceae*) and its significance in phylogenetic consideration // Korean J. Plant. Tax. 1988. Vol. 18. P. 33—51.

Wu Cheng-Yih. Flora reipublicae popularis sinicae. T. 32. Pekin, 1999. P. 96—599.

SUMMARY

The pericarp structure was studied in 34 *Corydalis* species belonging to 17 sections. The pericarp consists of single-layered exocarp, multi-layered (3—10 cell layers) mesocarp and single-layered endocarp. The species vary in exocarp and endocarp cell wall thickness and presence of papilla in endocarp; they also differ in configuration of sutural zone and the shape of schlerenchyma sheath in this zone. The set of the pericarp characters is of use for the systematics at species level. They seem insufficiently reliable for differentiation of above-species taxa.

УДК 581.9 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 1

© С. В. Чиненко

СРАВНЕНИЕ ЛОКАЛЬНЫХ ФЛОР ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ СЕВЕРНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА С ЛОКАЛЬНЫМИ ФЛОРАМИ СОСЕДНИХ РЕГИОНОВ

S. V. CHINENKO. THE COMPARISON OF LOCAL FLORAS OF THE EASTERN PART OF THE NORTHERN COAST OF KOLA PENINSULA WITH LOCAL FLORAS OF ADJACENT REGIONS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812)234-45-12
E-mail: chinenko@binran.ru
Поступила 16.05.2007

Проведен анализ 3 локальных флор восточной части северного побережья Кольского полуострова и дано их сравнение по составу ведущих семейств, родов, широтных и долготных географических групп с бореальными и арктическими флорами соседних регионов: кольскими и карельскими северотаежными, восточноевропейскими северотаежными, лесотундровыми и тундровыми. По большинству признаков они наиболее сходны с восточноевропейскими флорами подзоны южных гипоарктических тундр, имеют переходный характер между арктическими и бореальными, но по наиболее весомому показателю — широтному составу, ближе к арктическим, что служит аргументом в пользу отнесения части северного побережья Кольского п-ова к Арктической флористической области.

Ключевые слова: локальная флора, Кольский п-ов, Карелия, Архангельская обл., Коми, Большеземельская тундра, флористическая область, географические группы.

Положение северной безлесной части Кольского п-ова в различных системах флористического районирования является неоднозначным. Растительный покров северного побережья Кольского п-ова, как правило, считается, тундровым, однако по сравнению с большинством других тундровых территорий здесь велика роль бореальных видов, что объясняют мягким климатом и отсутствием вечной мерзлоты (Юрцев и др., 1978). В одних схемах флористического районирования эти районы относят к Арктической флористической области, либо к Арктической подобласти или провинции Циркумбореальной области (Engler, 1882; Hayek 1926; Meusel et al., 1965; Толмачев, 1974; Реннинг, 1978; Тахтаджян, 1978; Moen, 1999; Камелин, 2004). В других схемах север Фенноскандии не считают частью Арктической флористической области или провинции (Юрцев и др., 1978; Ребристая, Юрцев, 1985б; Малышев, 2002), хотя Б. А. Юрцев с соавт. (1978) отмечают высокую роль арктоальпийских видов на севере Кольского п-ова и допускают возможность включения этой территории в Арктическую область, оставив окончательное решение до подробного анализа флоры этого района и сравнения ее с флорами соседних арктических и бореальных регионов. М. Л. Раменская (1983) при флористическом районировании Мурманской обл. и Карелии отнесла тундровые и лесотундровые территории к 3 флористических районам, отделив их от северотаежных, однако эти районы она выделяла в пределах ландшафтных зон и подзон, не ставя вопрос об их положении в более крупных системах флористического районирования, в том числе и о принадлежности к Арктической или Бореальной флористическим областям.

По поводу положения этой территории в других видах природного районирования (ботанико-географическом, геоботаническом, климатическом, зоогеографическом, почвенном) также существуют разные точки зрения. Большинство исследователей, используя разные системы районирования и разные названия (Арктическая зона или область, Арктический или холодный пояс, тундровая зона или область и т. д.), относят ее к Арктике (например, Engler, 1882; Hayek, 1926; Берг, 1930; Цинзерлинг, 1932; Климатологический.., 1933; Городков, 1935; Борисов, 1948; Чернов, 1953; Сочава, Городков, 1956; Sjors, 1963; Walter, 1970; Исаченко, 1971; Петров, 1971; Прик, 1971; Казакова, 1972; Грибова и др., 1975; Лавренко, Исаченко, 1976; Александрова, 1977; Васильевская и др., 1985; Верещагин, 1985; Грибова, 1985; Семенов, Сиско, 1985; Штегман, 1985; Геоботаническое.., 1989; Зоны.., 1999; Moen, 1999). Однако существуют мнения, что север Кольского п-ова не следует включать в Арктику в той или иной терминологии (например, Алисов, 1947; Ahti et al., 1968; Рутилевский, 1971, 1985; Глазовская, 1973; Зинова, 1974; Юрцев и др., 1978; Ребристая, Юрцев, 1985а; CAVM Team, 2003).

Н. Е. Королева (2006) в работе, посвященной классификации и анализу ботанико-географических связей растительных сообществ восточной части баренцевоморского побережья Кольского п-ова, упомянув о противоречиях в положении этого района в разных системах районирования, пришла к выводу, что растительность его следует относить к петрофитному варианту южных гипоарктических тундр.

Стоит учесть, что включение территории в тундровую геоботаническую (ландшафтную и др.) зону и в Арктическую флористическую область не обязательно должны быть жестко связаны. Достаточно часто высказывались мысли (например, Юрцев, Сафронова, 1973), что, хотя системы районирования по разным критериям часто соответствуют друг другу, полного совпадения может и не быть.

Для уточнения флористического районирования, в особенности принадлежности отдельных территорий к тем или иным единицам районирования, наряду с анализом ареалов таксонов часто исследуют состав флор (например, Ребристая, 1977; Бубырева, 1992, 1998). В данной работе для обоснования отнесения восточной части северного побережья Кольского п-ова к Арктической или Бореальной флористической области рассмотрен состав 3 локальных флор этого района: окрестностей пос. Дальние Зеленцы (далее обозначено как Дальние Зеленцы), Семи островов и прилегающего побережья (Семиостровье) и окрестностей Ивановской губы (Ивановская губа) и проведено их сравнение с арктическими и бореальными флорами прилегающих регионов.

Природные условия района исследования

Вдоль северного побережья Кольского п-ова проходит теплое морское течение, что оказывает значительное влияние на климат побережья. Сильно развита циклоническая активность: мало ясных дней, весной, летом и осенью часто идут затяжные моросящие дожди, в году в среднем более 100 дней со штормами, ураганы возможны в любом месяце, максимальная скорость ветра до 40 м/с. Летом чаще всего дуют ветра северных направлений, зимой — юго-западных. Годовое количество осадков превышает 600 мм. Среднегодовая температура около 0 °С, суммарная солнечная радиация за год 60 ккал/см^2, за лето — около 36 ккал/см^2. Средняя температура июля 8—9 °С, февраля — до –10 °С; всю зиму возможны оттепели (Яковлев, 1961; Атлас.., 1971). С запада на восток в связи с понижением температуры в прибрежной части Баренцева моря увеличивается суровость климата: понижается средняя годовая температура, увеличивается относительная влажность, повторяемость туманов.

Кольский п-ов — часть Балтийского кристаллического щита, состоящего из кислых интрузивных пород (граниты, гнейсы и др.), вдоль побережья не перекрытых четвертичными отложениями. В исследуемом районе структурно-денудационный рельеф представляет собой холмисто-грядовую равнину с абсолютными высотами, не превышающими 200 м, обычно до 100 м (Атлас.., 1971; Казакова, 1972; Легкова и др., 1977). Плосковершинные холмы и гряды чередуются с заболоченными понижениями, часто с озерами. К морю равнина обрывается крутым высоким уступом, расчлененным глубокими бухтами с выраженной серией 2—3 морских террас и каменистыми, реже песчаными пляжами в вершинах бухт. В районе преобладают примитивно-щебнистые тундровые, иллювиально-гумусовые оподзоленные тундровые и торфяно-болотные почвы (Белов, Барановская, 1969).

На побережье наибольшую площадь занимают мохово-кустарничковые и лишайниково-кустарничковые (на более открытых обдуваемых участках) тундры, в травяно-кустарничковом ярусе которых обычно доминирует *Empetrum hermaphroditum* Hagerup с более или менее значительной примесью других кустарничков: *Betula nana* L., *Vaccinium uliginosum* L., *V. vitis-idaea* L., *V. myrtillus* L., *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv., *Arctous alpina* (L.) Niedenzu, *Diapensia lapponica* L., *Phyllodoce caerulea* (L.) Bab.; содоминантом также часто является *Chamaepericlymenum suecicum* (L.) Aschers. et Graebn. Большие площади в понижениях заняты болотами. Часто встречаются болотные комплексы: на кочках и буграх с кустарничковыми сообществами, похожими на тундровые, иногда с низким разреженным кустарниковым ярусом из карликовой березки и(или) ив (*Salix glauca* L., *S. lapponum* L., *S. phylicifolia* L.); в мочажинах — с осоковыми или пушициевыми сообществами с покровом из сфагновых или гипновых мхов. В долинах ручьев развиты ивняки. На песчаных, в меньшей степени на каменистых пляжах распространены приморские луга. В хорошо защищенных от ветра местах (под склонами и уступами, в речных долинах) нередко встречаются кустарничковые, деренно-кустарничковые, разнотравные кустарниковые сообщества или, в наиболее благоприятных условиях, криволесья из *Betula czerepanovii* Orlova.

Восточная часть северного побережья Кольского п-ова относится к Северному приморскому геоботаническому округу Кольской подпровинции Европейско-Западносибирской тундровой провинции (Геоботаническое.., 1989), к Териберскому флористическому району (Раменская, 1983).

Материал и методика

Для анализа локальной флоры Дальних Зеленцов использован материал автора, собранный в 2003—2005 гг., с учетом исправлений и добавлений В. А. Костиной, данные гербариев Кандалакшского государственного природного заповедника и Полярно-Альпийского ботанического сада-института и литературных источников (Флора Мурманской области, 1953—1966; Hulten, 1971; Георгиевский, 1981; Раменская, 1983; Виталь, 2001; Панева и др., 2006). Список флоры Ивановской губы составлен по неопубликованным сборам А. В. Разумовской 2005 г. и литературным данным (Флора.., 1953—1966), список флоры Семиостровья — по И. П. Бреслиной (1969). Краткий анализ перечисленных 3 локальных флор и всей флоры восточной части северного побережья Кольского п-ова опубликован в статье С. В. Чиненко с соавт. (2006).

Для сравнения проанализирован состав 38 локальных флор из прилегающих регионов южной части Арктической флористической области и северной части Бореальной: флор подзон северных и южных гипоарктических тундр Большеземельской тундры (соответственно арктических и гипоарктических флор по типологии О. В. Ребристой (1977)), лесотундровых и северотаежных флор Архангельской обл.

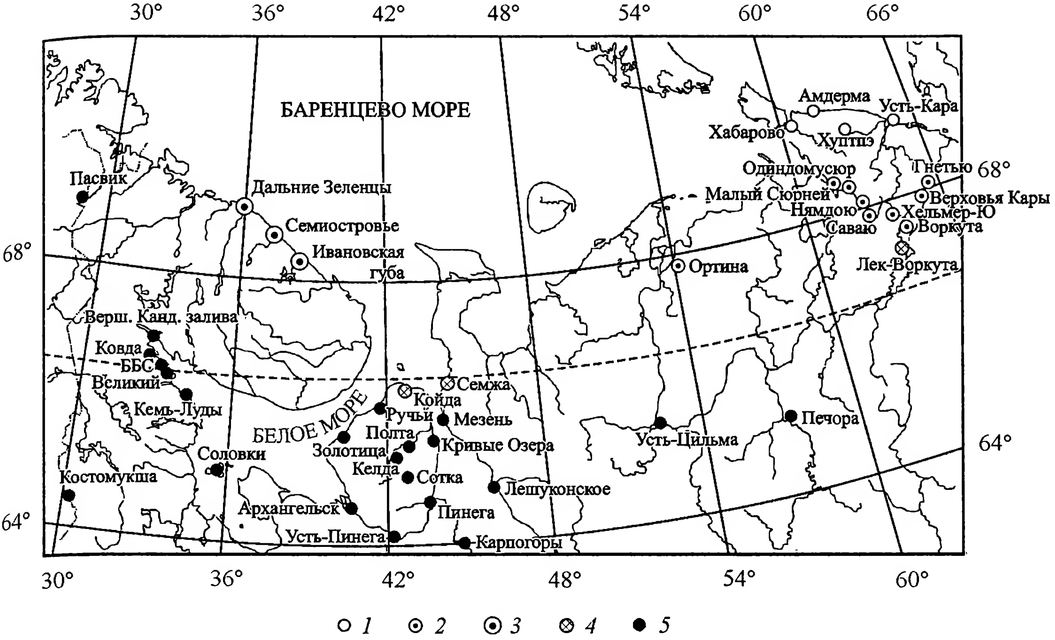


Рис. 1. Местонахождения локальных флор.

1 — локальные флоры северных гипоарктических тундр, *2* — южных гипоарктических тундр, *3* — северного побережья Кольского полуострова, *4* — лесотундры, *5* — северной тайги.

и Республики Коми, северотаежных флор Карелии и Мурманской обл. (рис. 1). Списки флор взяты из литературных источников (Богданова, Вехов, 1969а,б; Вехов, Богданова, 1970; Мартыненко, 1974; Ребристая, 1977; Кравченко, Белоусова, 1990; Соколов, 1992; Воробьева, 1996а,б; Киселева и др., 1997; Лавриненко и др., 1999; Костина, 2003; Шмидт, 2005); для корректного сравнения спектры флор пересчитаны для всех рассмотренных флор при одинаковом объеме таксонов и отнесении видов к тем или иным группам. Из-за недостатка места в статье приведены данные для 3 локальных флор северного побережья Кольского п-ова, а для остальных флор — только усредненные данные по регионам.

При анализе флор учтены только аборигенные виды. Рассмотрен таксономический состав флор, состав широтных и долготных географических групп. Объем и названия видов и географические группы приняты по сводке Н. А. Секретаревой (2004) с некоторой корректировкой. Для видов из северотаежных флор, не заходящих в Арктику, сведения взяты из сводок по соответствующим районам (Флора.., 1953—1966; Флора.., 1974—1977; Флора.., 1974—2004; Шмидт, 2005).

Наиболее существенные изменения внесены в состав широтных фракций. Арктобореальная группа не включена в бореальную фракцию, как мы принимали раньше (Чиненко и др., 2006), а объединена вместе с группой полизональных видов, широко распространенных в подзоне южных гипоарктических тундр или еще дальше проникающих на север, в отдельную фракцию, которая условно названа арктобореальной. Эта фракция включает виды, бóльшая часть ареала которых лежит южнее тундровой зоны, но которые далеко заходят в тундры и, таким образом, вблизи тундрово-таежной границы не могут служить дифференцирующим элементом широтных спектров флор, что сближает их в этом отношении с видами гипоарктической фракции. Полизональные виды, не заходящие или незначительно заходящие в Арктику, включены в бореальную фракцию. Подобная точка зрения приведена в статье Ю. И. Чернова и Н. В. Матвеевой (2002 : 27), в которой в схеме широтного состава арктической биоты гипоарктические и гипоарктомонтанные, арктобореальные, арктостепные и часть полизональных видов отнесены к группе видов, «широко распространенных в Арктике и на равнинных территориях за ее пределами» и отделены от видов, «встречающихся на равнинных территориях преимущественно в пределах Арктики» (арктических, арктоальпийских, метаарктических и арктомонтанных), с одной стороны и, от видов, «заходящих в южную часть тундровой зоны» (бореальных и части полизональных) — с другой.

Для сравнения локальных флор по составу географических групп для каждой пары флор рассчитана мера сходства Съеренсена для весовых множеств (Юрцев, Семкин, 1980) — сумма наименьших долей соответствующих групп во флорах (далее обозначается как коэффициент Съеренсена).

Результаты и их обсуждение

Богатство и таксономический состав флор

В Дальних Зеленцах отмечено 275 видов аборигенных сосудистых растений из 148 родов и 59 семейств, в Семиостровье — соответственно 228, 129 и 51, в окрестностях Ивановской губы — 231, 138 и 57 (табл. 1). Такое видовое богатство характерно для гипоарктических локальных флор — от 150—180 до 300—350 видов (Толмачев, 1974). По числу таксонов эти локальные флоры сходны с наиболее южными флорами подзоны южных гипоарктических тундр, но несколько богаче большинства тундровых флор Большеземельской тундры и п-ова Канин (Сергиенко, 1986). Лесотундровые флоры Архангельской обл. имеют сходное богатство, а большеземельская лесотундровая флора Лек-Воркуты заметно беднее. Среди проанализированных северотаежных локальных флор северной Карелии и Кольского п-ова оказались как более богатые, так и близкие по числу таксонов к локальным флорам северного побережья. Среди последних не только флоры островов архипелагов, чье небольшое богатство можно объяснить недостатком площади и разнообразия местообитаний, но и материковые. Восточноевропейские северотаежные флоры (кроме самой северной) намного богаче (табл. 2).

Состав 10 ведущих семейств во всех 3 рассмотренных локальных флорах восточной части северного побережья Кольского п-ова одинаков. Первые 2 места в спектре делят семейства *Cyperaceae* и *Poaceae* с очень близкими значениями (10—14 %), заметно превышающими доли остальных семейств; 3-е место занимают *Asteraceae*, 4-е и 5-е — *Caryophyllaceae* и *Rosaceae* (в разном порядке). Следующие 5 семейств — *Salicaceae*, *Juncaceae*, *Ericaceae* (в широком смысле включая *Vacciniaceae*), *Scrophulariaceae* и *Ranunculaceae* — в спектрах флор занимают разные места (табл. 1).

Северотаежные флоры Карелии и Мурманской обл. по составу ведущих семейств очень похожи на флоры северного побережья Кольского п-ова. Отличием можно считать появление во многих из них среди ведущих семейств *Orchidaceae*. Состав ведущих семейств северотаежных восточноевропейских флор похож на таковой кольских и карельских, но отличается от них сильнее. В первой десятке присутствуют *Orchidaceae*, *Apiaceae* или *Fabaceae*, необязательно все 3 в одной флоре, но какое-либо из них — в каждой. Семейства *Juncaceae* и *Ericaceae* в большинстве флор (кроме самых северных) не входят в число 10 ведущих. Большинство

ТАБЛИЦА 1

Богатство и таксономический состав локальных флор северного побережья Кольского п-ова

Таксон	Дальние Зеленцы			Семиостровье			Ивановская губа		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Ведущие семейства:									
Cyperaceae	33	12	1—2	28	12	1	32	14	1
Poaceae	33	12	1—2	27	12	2	24	10	2
Asteraceae	19	7	3	17	7	3	18	8	3
Caryophyllaceae	17	6	4	13	6	4—5	11	5	5
Rosaceae	14	5	5	13	6	4—5	14	6	4
Salicaceae	13	5	6	12	5	6	8	3	9
Juncaceae	12	4	7	10	4	7	10	4	6
Ericaceae	10	4	8—9	9	4	8—9	9	4	7—8
Ranunculaceae	10	4	8—9	8	4	10	7	3	10
Scrophulariaceae	8	3	10	9	4	8—9	9	4	7—8
Ведущие роды:									
Carex	27	10	1	23	10	1	25	11	1
Salix	12	4	2	12	5	2	8	3	2
Ranunculus	6	2	5—6	5	2	4—8	5	2	4
Equisetum	5	2		6	3	3	4	2	5—11
Poa	6	2	5—6	5	2	4—8	1	<1	
Juncus	5	2		5	2	4—8	6	3	3
Calamagrostis	3	1		2	1		4	2	5—11
Luzula	7	3	3—4	5	2	4—8	4	2	5—11
Hieracium	7	3	3—4	4	2		4	2	5—11
Число:									
видов	275			228			231		
родов	148			129			138		
семейств	59			51			57		
семейств с 1 видом во флоре	23	29		24	47		28	49	
семейств с 2 видами во флоре	11	19		7	14		7	12	
родов с 1 видом во флоре	101	68		93	72		100	72	
родов с 2 видами во флоре	24	16		18	14		21	15	
видов в 5 ведущих семействах	116	42		98	43		99	43	
видов в 10 ведущих семействах	169	61		146	64		142	61	

Примечание. Здесь и в табл. 2 приведены семейства, входящие в первые 10, и роды — в первые 3 хотя бы в одной флоре. 1 — число таксонов, 2 — доля (%), 3 — место в спектре (указано для семейств, занимающих не ниже 10-го, и для родов — не ниже 5-го места).

северотаежных восточноевропейских флор отличается также снижением доли *Poaceae* и *Cyperaceae*, в результате *Asteraceae* часто оказывается на 2-м или даже 1-м месте. Во многих флорах также снижается доля *Caryophyllaceae*, и оно не попадает в первые 5 семейств, а *Ranunculaceae*, наоборот, часто туда входит (табл. 2).

Восточноевропейские флоры лесотундры и южных гипоарктических тундр по составу ведущих семейств также похожи на флоры северного побережья Кольского п-ова (табл. 2). Однако во флорах южных гипоарктических тундр немного ниже доля *Cyperaceae* (чаще всего занимает 3-е место в спектре семейств). В число первых 5 семейств часто входит *Ranunculaceae* и не входит *Rosaceae*. *Fabaceae* часто входит в первые 10 семейств не только в таежных, но и в лесотундровых и тундровых восточноевропейских флорах. В некоторых флорах среди первых 10 семейств появляются *Brassicaceae* и *Saxifragaceae*, последнее — только в приуральских флорах (Хальмер-Ю, верховья рек Кары, Гнетью), отличающихся повышенным участием арктоальпийских видов (Ребристая, 1977). Постоянно в ведущие 10 семейств (а *Brassicaceae* даже в ведущие 5) они начинают входить во флорах северных гипоарктических тундр. В большинстве этих локальных флор *Cyperaceae* занимает 4—6-е место, а в первые 3 семейства входит *Caryophyllaceae* и, как и в некоторых флорах южных гипоарктических тундр (в основном в приуральских), из первых 10 семейств выпадает *Ericaceae*.

По набору ведущих семейств флоры восточной части северного побережья Кольского п-ова соответствуют характеристике, приведенной О. В. Ребристой (1977) для восточноевропейских южноарктических (гипоарктических) флор: больше всего (примерно поровну) видов *Poaceae* и *Cyperaceae*; в первые 5 семейств также входит *Caryophyllaceae*; большое участие *Rosaceae* и *Salicaceae* и невысокое — *Saxifragaceae* и *Brassicaceae* — бореальная черта, характерная для южноарктических флор. Вместе с тем по составу ведущих семейств эти флоры похожи не только на флоры южной части Большеземельской тундры, но и на северотаежные флоры, имеются лишь небольшие отличия и от тех, и от других. Значительное число (больше половины) семейств, представленных во флоре 1—2 видами, считается характерным для арктических флор (Ребристая, 1977; Юрцев и др., 1978), однако для рассмотренных северотаежных флор это тоже верно (табл. 2).

Доли 5 ведущих семейств во флорах восточной части северного побережья Кольского п-ова — 42—43 %, 10 ведущих семейств — 61—64 % (табл. 1). Примерно такие же соотношения указаны О. В. Ребристой (1977) и В. Г. Сергиенко (1986) как характерные для гипоарктических флор. В бореальных флорах доля 10 ведущих семейств обычно меньше 60 % (Толмачев, 1974). Для рассмотренных северотаежных флор (табл. 2) это оказалось справедливым (54—59 %), однако различие все же незначительно. Доля первых 5 семейств в северотаежных флорах также ненамного ниже: 35—43 % (выше 40 % — только в островных). Во флорах лесотундры и южных гипоарктических тундр доли 5 и 10 ведущих семейств сходны с таковыми во флорах северного побережья Кольского п-ова: 40—46 % и 61—67 % (в абсолютном большинстве до 65). Заметно отличаться доля первых 10 семейств начинает в локальных флорах северных гипоарктических тундр: не менее 70 %; доля первых 5 семейств в них 44—52 %.

Ведущими во флорах Дальних Зеленцов, Семиостровья и Ивановской губы, а также большинства сравниваемых с ними как бореальных, так и арктических флор являются роды *Carex* и *Salix*. В остальных родах видов намного меньше, их порядок в спектрах различается. Во всех флорах северного побережья в первые 5 родов входят *Ranunculus* и *Luzula* (табл. 1). Во многих остальных флорах в ведущие 5 родов входят *Ranunculus* (часто занимает 3—4-е места, а иногда делит с *Salix* 2-е), *Equisetum*, *Stellaria* (табл. 2). Состав ведущих родов во флорах сильно варьирует, и закономерные различия трудно проследить. Из наиболее заметных отличий в составе родов можно назвать для более южных из северотаежных флор регулярное присутствие среди первых 5 родов *Viola*; для некоторых (приуральских) большеземельских флор южных гипоарктических тундр и всех флор северных гипоарктических тундр — наличие в первой пятерке рода *Draba* и высокое участие рода *Saxifraga* (во флорах подзоны северных гипоарктических тундр занимает 1—3-е места в спектре, в приуральских флорах южных гипоарктических тундр — 2—3-е места). В большинстве тундровых локальных флор (в том числе во всех флорах подзоны

ТАБЛИЦА 2

Богатство и таксономический состав кольских и карельских северотаежных и восточноевропейских северотаежных, лесотундровых и тундровых локальных флор

Таксон	Кольские и карельские флоры подзоны северной тайги (7 флор)			Восточноевропейские флоры		
				подзоны северной тайги (15 флор)		
	1	2	3	1	2	3
Ведущие семейства:						
Cyperaceae	29—51(4)	12—16(14)	1	25—61(37)	7—11(9)	1—3(1)
Poaceae	23—36(3)	9—12(10)	2	20—44(35)	7—10(8)	1—3(3)
Asteraceae	11—25(18)	4—7(6)	3—7(3)	24—50(36)	8—10(9)	1—3(2)
Cayophyllaceae	5—14(12)	2—5(4)	3—>10(6)	15—27(19)	6—4(5)	5—8(6)
Rosaceae	12—20(16)	5—6(6)	3—11(4)	17—30(24)	5—7(6)	4—5(4)
Salicaceae	7—12(10)	3—5(4)	3—11(7)	10—20(15)	3—4(4)	6—>10(7)
Juncaceae	5—10(8)	2—4(3)	9—>10(9—11)	6—12(8)	2—4(2)	7—>10
Ericaceae	10—12(11)	3—5(4)	3—9(8)	8—12(10)	2—4(3)	9—>10
Ranunculaceae	5—14(9)	2—4(3)	5—>10(9)	15—31(21)	4—6(5)	4—7(5)
Scrophulariaceae	6—13(10)	2—4(3)	5—>10(9—11)	12—22(16)	3—5(4)	6—>10(7)
Orchidaceae	6—13(9)	2—4(3)	5—>10	5—18(10)	2—4(3)	9—>10
Apiaceae	1—10(6)	<1—2(2)	9—>10	7—18(12)	2—4(3)	7—>10(10)
Fabaceae	3—10(7)	1—3(2)	9—>10	11—21(16)	3—5(4)	5—>10(8)
Violaceae	2—6(4)	1—3(2)	9—>10	4—10(7)	1—3(2)	
Pyrolaceae	4—6(6)	2	9—>10	3—7(6)	1—2(1)	
Athyriaceae	2—8(5)	1—3(2)	10—>10	1—9(4)	<1—2(1)	
Polygonaceae	4—7(5)	1—2(2)		7—17(11)	2—3(3)	8—>10
Potamogetonaceae	0—7(4)	0—3(2)		2—12(6)	1—3(2)	9—>10
Brassicaceae	1—7(5)	0—2(2)		4—12(7)	1—2(2)	
Saxifragaceae	0—3(2)	0—1(1)		0—3(2)	0—1(1)	
Ведущие роды:						
Carex	22—40(31)	9—13(11)	1	18—43(26)	5—8(7)	1
Salix	6—11(9)	3—4(3)	2—3(2)	9—19(14)	2—4(3)	2—3(2)
Ranunculus	3—7(5)	1—2(2)	3—(5)	6—13(9)	2—3(2)	2—8(3)
Equisetum	5—8(6)	2—3(2)	3—7(3—5)	3—7(6)	1—2(1)	
Potamogeton	0—7(4)	0—3(2)	3—>5	2—12(16)	1—3(2)	2—>5
Poa	3—6(4)	1—2(1)	3—>5	2—7(5)	1—2(1)	3—>5
Juncus	3—7(4)	1—2(2)	3—>5	3—8(5)	1—2(1)	
Viola	2—6(4)	1—3(1)	2—>5	4—10(7)	1—3(2)	3—>5

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Таксон	Кольские и карельские флоры подзоны северной тайги (7 флор)			Восточноевропейские флоры		
				подзоны северной тайги (15 флор)		
	1	2	3	1	2	3
Calamagrostis	3—6(4)	1—2(1)	3—>5	1—6(4)	0—2(1)	
Luzula	2—5(3)	1—2(1)	3—>5	3—6(3)	1—2(1)	
Hieracium	2—5(4)	1—2(1)	5—>5	0—5(3)	0—1(1)	
Stellaria	1—5(3)	0—2(1)		5—9(7)	1—2(2)	3—>5(4)
Saxifraga	0—3(1)	0—1(1)		0—2(1)	0—1(<1)	
Число:						
видов	233—351(293)			295—586(415)		
родов	131—192(165)			169—277(217)		
семейств	55—71(62)			64—90(75)		
семейств с 1 видов во флоре	22—29(24)	36—41(39)		22—34(28)	30—48(38)	
семейств с 2 видами во флоре	6—13(11)	11—22(17)		9—22(15)	13—26(19)	
родов с 1 видом во флоре	82—133(116)	63—77(70)		117—166(140)	60—70(65)	
родов с 2 видами во флоре	20—28(24)	13—17(15)		28—58(40)	14—23(18)	
видов в 5 ведущих семействах	93—140(117)	37—43(40)		105—215(153)	35—40(37)	
видов в 10 ведущих семействах	130—196(167)	56—59(57)		167—318(229)	53—59(55)	

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Таксон	Восточноевропейские флоры								
	подзоны лесотундры (3 флоры)			подзоны южных гипоарктических тундр (9 флор)			подзоны северных гипоарктических тундр (4 флоры)		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Ведущие семейства:									
Cyperaceae	21—34(27)	9—13(11)	1—2(2)	11—24(18)	6—10(8)	1—3(3)	13—15(14)	7—10(8)	2—6(4—5)
Poaceae	24—30(27)	10—12(11)	1—2(1)	14—26(20)	9—15(12)	1—3(1)	23—32(27)	12—17(15)	1
Asteraceae	20—25(23)	8—10(9)	3	19—34(25)	8—11(10)	1—3(2)	13—17(16)	8—9(9)	2—5(2—3)
Cayophyllaceae	14—16(15)	5—7(6)	4—7(6)	10—21(14)	5—8(7)	4—6(4)	14—17(16)	9—9(9)	2—4(3)
Rosaceae	11—21(17)	6—7(7)	4—5(4)	6—16(10)	3—6(5)	5—>10(5)	5—10(8)	3—5(5)	6—>10(9)
Salicaceae	6—16(10)	3—5(4)	5—>10	9—12(11)	4—7(5)	4—9(6)	9—11(10)	5—6(6)	6—9(6)
Juncaceae	8—12(10)	3—4(4)	7—11(7)	6—9(8)	3—5(4)	7—>10(7)	5—7(6)	3—4(3)	9—>10(10)
Ericaceae	8—11(10)	4—4(4)	7—10(8)	6—9(7)	3—4(3)	7—>10	3—5(4)	2—3(2)	

Ranunculaceae	10—16(14)	5—6(5)	5—7(5—6)	9—15(12)	4—7(6)	4—10(4—5)	8—14(11)	5—7(6)	4—9(8)
Scrophulariaceae	6—10(9)	3—4(3)	8—11(9—10)	6—10(8)	3—5(4)	6—>10(10)	4—7(6)	3—4(3)	10—>10(10)
Orchidaceae	0—2(1)	0—1(1)		1—2(1)	0—1(<1)		—	—	
Apiaceae	4—8(5)	1—3(2)		2—5(4)	1—2(2)		1—2(1)	1	
Fabaceae	6—10(9)	3—4(3)	8—11(9—10)	3—9(6)	1—4(3)	7—>10	3—5(4)	2—3(2)	
Violaceae	2—4(3)	1		2—3(2)	1		1—2(2)	1	
Pyrolaceae	2—4(3)	1		2—3(2)	1		1—2(2)	1	
Athyriaceae	0—1(1)	<1		1	<1		0—2(1)	0—1(<1)	
Polygonaceae	4—6(5)	1—3(2)		4—10(6)	2—4(3)	8—>10	5—7(6)	3—4(3)	9—>10(10)
Potamogetonaceae	0—1(1)	<1		1—6(3)	0—3(1)		—	—	
Brassicaceae	4—5(4)	1—3(2)		3—13(7)	1—6(3)	5—>10	12—15(14)	6—9(8)	3—6(4)
Saxifragaceae	0—3(2)	0—2(1)		1—11(6)	1—5(3)	5—>10	9—11(10)	5—6(6)	6—9(7)
Ведущие роды:									
Carex	17—25(20)	6—9(8)	1	7—18(13)	4—8(6)	1—2(1)	9—11(10)	5—7(5)	1—4(3)
Salix	6—15(10)	3—5(4)	2—3(2—3)	9—12(11)	4—7(5)	1—3(2)	9—11(10)	5—6(6)	1—2(1)
Ranunculus	5—9(7)	2—3(3)	2—7	3—9(6)	1—4(3)	3—>5(3)	6—9(7)	3—5(4)	3—5(5)
Equisetum	4—5(4)	1—3(2)	4—>5	5—7(5)	2—3(3)	3—>5(4—5)	1—3(2)	1—2(1)	
Potamogeton	0—1(1)	0—<1(<1)		1—6(3)	0—3(1)	3—>5	—	—	
Poa	3—5(4)	1—3(1)		3—7(4)	1—3(2)		4—5(5)	2—3(2)	
Juncus	5—6(5)	2—3(2)		2—5(4)	1—3(2)		2—3(3)	1—2(1)	
Viola	2—4(3)	1		2—3(2)	1		1—2(2)	1	
Calamagrostis	3—4(4)	1—2(1)		2—4(3)	1—2(2)		3—4(4)	2	
Luzula	3—6(5)	2		3—5(4)	1—2(2)		2—4(3)	1—2(2)	
Hieracium	1—3(2)	1		1—6(2)	0—3(1)	3—>5	—	—	
Stellaria	6—6(6)	2—3(2)	2—5(4)	3—5(4)	1—2(2)	4—>5	3—5(4)	2—3(2)	
Saxifraga	0—2(1)	0—1(<1)		1—10(5)	1—5(2)	2—>5	8—10(9)	5	1—3(2—3)
Число:									
видов	196—296(164)			180—279(212)			153—193(180)		
родов	116—170(147)			103—140(116)			80—96(90)		
семейств	44—62(55)			41—51(45)			33—37(36)		
семейств с 1 видов во флоре	21—22(22)	34—48(40)		17—22(19)	37—48(43)		14—17(16)	38—52(44)	
семейств с 2 видами во флоре	4—17(12)	9—27(21)		3—13(7)	7—25(16)		2—7(5)	6—19(13)	
родов с 1 видом во флоре	80—115(101)	68—70(69)		65—84(75)	63—68(64)		50—58(53)	56—63(60)	
родов с 2 видами во флоре	21—31(25)	16—18(17)		20—29(24)	19—23(21)		15—19(17)	19—20(20)	
видов в 5 ведущих семействах	90—119(109)	40—46(43)		72—121(90)	40—44(42)		80—94(86)	44—52(48)	
видов в 10 ведущих семействах	128—180(161)	61—65(63)		111—174(136)	62—67(64)		116—143(131)	70—76(73)	

Примечание. Для каждой группы флор указаны минимальные, максимальные и (в скобках) средние (средние арифметические для чисел таксонов и долей; моды для мест в спектре, они не указаны для семейств, занимающих ниже 10-го, и для родов — ниже 5-го места в большинстве флор региона) значения. Если в какой-то группе флор параметр не варьирует, приведено только одно значение.

северных гипоарктических тундр) участие рода *Carex* заметно снижено, его доля примерно равна (иногда немного ниже) доле *Salix* (и доле *Saxifraga* во флорах северных гипоарктических тундр).

Характерной чертой северных восточноевропейских флор, как арктических, так и бореальных, является большое число родов, представленных 1 видом (Мартыненко, 1974; Ребристая, 1977; Юрцев и др., 1978). Таких родов около 70 % в локальных флорах северного побережья Кольского п-ова и 60—70 % в большинстве локальных флор остальных районов (табл. 1, 2).

Широтный состав флор

В локальных флорах восточной части северного побережья Кольского п-ова больше всего видов арктобореальной фракции — около 30 % в каждой флоре (табл. 3), в основном это виды арктобореальной группы; полизональных видов, далеко заходящих в Арктику, 4 %. Гипоарктическая фракция (примерно поровну гипоарктических и гипоарктомонтанных видов) включает в себя около 20 % состава флор. Заметно различаются флоры по соотношениям арктической и бореальной фракций: во флорах Дальних Зеленцов и Ивановской губы доли этих фракций примерно равны (в первой немного больше видов бореальной фракции: 23 и 27 %, во второй — арктической: 26 и 23 %), а во флоре Семиостровья доля бореальной фракции намного ниже (13 %) и заметно меньше арктической (31 %). Арктическую фракцию составляют в основном виды арктоальпийской группы.

Заметные различия в широтном составе локальных флор (более бореальный характер флор Ивановской губы и особенно Дальних Зеленцов по сравнению с флорой Семиостровья) можно объяснить продвижением лесотундры значительно дальше на север вдоль рек Воронья, Варзина и впадающих в Ивановскую губу (Черная, Ивановка, Дроздовка), в связи с чем до побережья там доходит больше бореальных видов.

В северотаежных флорах доля видов арктической фракции (в основном это арктоальпийские виды) намного меньше: в большинстве флор до 7 % (табл. 3), а бореальной фракции — больше: в подавляющем большинстве выше 50 (до 74) %. В локальных флорах южных гипоарктических тундр доли арктической и бореальной фракций сильно варьируют (табл. 3): первая (так же, как и во флорах северного побережья Кольского п-ова, состоящая в основном из арктоальпийских видов) около 20 % в самых южных флорах (Воркуты, Ортины), около 30 % в более северных равнинных (Одиндомусюра, Малого Сюрнея, Нямдою, Саваю) и около 40 % в приуральских (Хальмер-Ю, верховьев р. Кары, Гнетью); вторая от 6 % (в приуральских флорах) до 25 % (в самых южных).[1] В локальных флорах северных гипоарктических тундр 54—65 % видов арктической фракции, причем доля собственно арктических видов ненамного ниже доли арктоальпийских; бореальных видов до 2 %. Гипоарктическая фракция составляет 3—15 % во флорах подзоны северной тайги, около 20 % — южных гипоарктических тундр, около 15 % — северных гипоарктических тундр; арктобореальная фракция — соответственно приблизительно 20—30, 30—40 и 20—30 %. Лесотундровые локальные флоры Архангельской обл. по широтному составу оказались ближе к наиболее северным северотаежным; большеземельская лесотундровая флора Лек-Воркуты похожа на наиболее южные флоры подзоны южных гипоарктических тундр (Воркуты и Ортины).

---

[1] Приведенные О. В. Ребристой (1977) широтные спектры тех же флор востока Большеземельской тундры сильно отличаются, что связано с разной трактовкой ареалов многих видов.

ТАБЛИЦА 3

Широтный состав локальных флор

Широтные фракции и группы	Флоры северного побережья Кольского п-ова						Кольские и карельские флоры подзоны северной тайги (7 флор)	
	Дальние Зеленцы		Семиостровье		Ивановская губа			
	1	2	1	2	1	2	1	2
Арктическая фракция:	63	23	71	31	61	26	2—28(16)	1—11(6)
арктическая	20	7	19	8	14	6	0—8(6)	0—3(2)
арктоальпийская	38	14	42	18	42	18	2—21(9)	1—8(3)
метаарктическая	5	2	10	4	5	2	0—3(1)	0—1(<1)
Гипоарктическая фракция:	54	20	52	23	45	19	10—39(31)	4—15(10)
гипоарктическая	26	9	25	11	19	9	4—24(15)	2—7(5)
гипоарктомонтанная	28	10	27	12	26	10	6—26(16)	3—10(5)
Арктобореальная фракция:	84	31	75	33	72	31	56—87(77)	24—30(26)
арктобореальная	72	26	67	29	63	27	50—74(67)	21—26(23)
полизональная	12	4	8	4	9(4)	4	6—13(10)	3—4(3)
Бореальная фракция:	74	27	30	13	53	23	121—210(169)	46—71(58)
бореальная	60	22	28	12	50	22	102—158(131)	38—56(45)
бореально-неморальная	6	2	1	<1	2	1	5—23(18)	2—9(6)
бореально-степная	—	—	—	—	—	—	1—2(1)	<1—1(<1)
полизональная	8	3	1	<1	1	<1	11—27(19)	4—8(6)
Всего видов:	275	100	228	100	231	100	233—351(293)	100

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Широтные фракции и группы	Восточноевропейские флоры							
	подзоны северной тайги (15 флор)		подзоны лесотундры (3 флоры)		подзоны южных гипоарктических тундр (9 флор)		подзоны северных гипоарктических тундр (4 флоры)	
	1	2	1	2	1	2	1	2
Арктическая фракция:	7—26(16)	2—9(4)	30—39(36)	10—20(15)	45—89(67)	21—43(32)	100—114(105)	54—65(59)
арктическая	0—10(5)	0—3(1)	8—13(10)	3—5(4)	10—22(16)	5—11(8)	34—38(36)	18—25(20)
арктоальпийская	6—17(10)	2—5(2)	18—28(23)	6—14(10)	29—58(41)	13—29(19)	45—53(49)	25—28(27)
метаарктическая	0—3(2)	0—1(<1)	2—3(3)	1—2(1)	6—13(10)	3—6(5)	19—24(20)	10—12(11)
Гипоарктическая фракция:	13—40(26)	3—11(6)	32—36(34)	11—17(14)	30—47(38)	17—20(18)	20—31(28)	13—17(15)
гипоарктическая	5—23(11)	1—6(3)	9—18(13)	4—7(5)	5—15(11)	2—7(5)	6—13(11)	4—7(6)
гипоарктомонтанная	8—25(15)	2—5(4)	18—24(20)	6—12(8)	21—34(27)	11—15(13)	14—19(17)	9—10(9)
Арктобореальная фракция:	84—104(93)	18—29(23)	77—92(84)	30—39(34)	70—92(78)	33—42(37)	33—54(46)	22—28(25)
арктобореальная	75—91(83)	16—26(20)	70—81(74)	26—36(30)	64—83(71)	30—36(34)	31—50(43)	20—26(24)
полизональная	9—13(10)	2—3(2)	7—11(9)	4	5—11(8)	2—6(4)	2—4(3)	1—2(2)
Бореальная фракция:	149—428(280)	51—74(67)	47—142(102)	24—48(38)	12—68(29)	6—24(13)	0—3(2)	0—2(1)
бореальная	118—257(195)	40—52(47)	41—117(83)	21—40(31)	10—53(24)	5—22(11)	0—3(2)	0—2(1)
бореально-неморальная	13—70(34)	4—12(8)	1—9(6)	1—3(2)	0—2(1)	0—1(<1)	—	—
бореально-степная	3—42(21)	1—8(5)	3—4(3)	1—2(1)	0—3(1)	0—1(<1)	—	—
полизональная	15—61(30)	4—10(7)	2—13(9)	1—5(3)	0—10(3)	0—4(1)	—	—
Всего видов:	295—586(415)	100	196—296(255)	100	180—279(212)	100	153—193(190)	100

Примечание. Здесь и в табл. 4: 1 — число таксонов, 2 — доля (%). Для флор северного побережья Кольского п-ова приведены значения параметров для каждой флоры; для каждой группы остальных флор указаны минимальные и максимальные (через тире) и средние (в скобках) значения. Если в какой-то группе флор параметр не варьирует, приведено только одно значение.

Таким образом, по широтному составу локальные флоры восточной части северного побережья Кольского п-ова оказались больше всего похожими на флоры южных гипоарктических тундр Большеземельской тундры. Флоры Дальних Зеленцов и Ивановской губы похожи на самые южные из них, флора Семиостровья — на более северные равнинные. От бореальных северотаежных флор они значительно отличаются большей долей арктической и меньшей — бореальной фракции. В большинстве флор южных гипоарктических тундр Большеземельской тундры, а также во флоре Семиостровья арктическая фракция значительно преобладает над бореальной, а в наиболее южных большеземельских флорах подзоны южных гипоарктических тундр, а также во флорах Дальних Зеленцов и Ивановской губы доли этих фракций примерно равны. Эти флоры промежуточные между бореальными и арктическими. Все же по широтному составу они немного ближе к арктическим флорам подзоны северных гипоарктических тундр, чем к бореальным северотаежным. Это показывает коэффициент Съеренсена, рассчитанный по составу широтных групп: по нему все локальные флоры прежде всего разбиваются на 2 большие группы, в одну из которых входят бореальные северотаежные и архангельские лесотундровые флоры, в другую — тундровые и лесотундровые большеземельские и флоры северного побережья Кольского п-ова (рис. 2). В среднем сходство по коэффициенту Съеренсена флор северного побережья Кольского п-ова с лесотундровыми флорами и с флорами подзоны южных гипоарктических тундр около 80 %, с флорами подзоны северных гипоарктических тундр — 70 %, с северотаежными кольскими и карельскими — 65 %, с северотаежными восточноевропейскими — 55 %. По составу широтных фракций флоры разделяются на группы очень похожим образом. Если включать виды арктобореальной фракции в бореальную, то

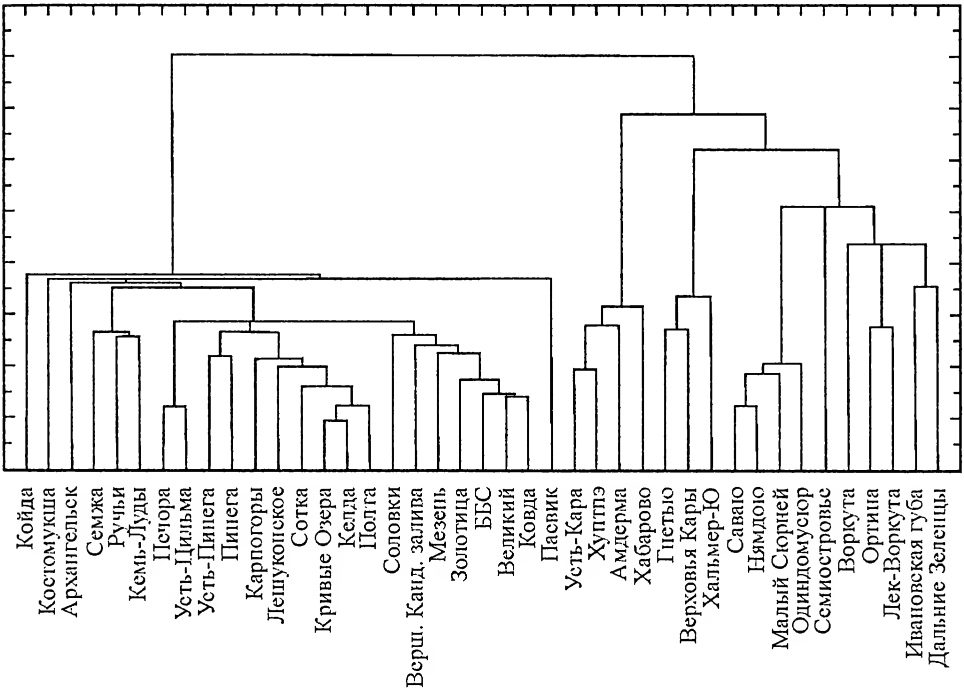


Рис. 2. Дендрограмма сходства локальных флор по составу широтных групп (мера сходства — коэффициент Съеренсена для весовых множеств).

флоры северного побережья Кольского п-ова, а также многие флоры из подзоны южных гипоарктических тундр Большеземельской тундры оказываются ближе к северотаежным и их следует считать бореальными. Такая позиция отражает более строгий взгляд на арктические флоры, по которому к ним относятся только те, в которых более половины видов относятся к арктической фракции, при этом к Арктической флористической области не может быть отнесена бóльшая часть подзоны южных гипоарктических тундр в европейском секторе. Обе точки зрения имеют право на существование, но в данной работе принята более широкая трактовка арктических флор и Арктической флористической области. При такой трактовке флоры Дальних Зеленцов, Ивановской губы и особенно Семиостровья оказываются ближе к арктическим.

Долготный состав флор

Больше всего (около 55 %) во флорах восточной части северного побережья Кольского п-ова представлены циркумполярные виды (табл. 4). Примерно 20 % составляют виды с преимущественно евразиатскими ареалами, в основном собственно евразиатские (включая европейско-сибирские); около 15 % — с преимущественно европейскими ареалами (в основном европейские, около 4 % европейско-западносибирских); 10—14 % — приокеанические виды (в основном амфиатлантические, в меньшей мере амфиокеанические). Среди видов с европейскими ареалами очень мало (до 1 %) фенноскандийских, эндемичных для сектора, что соответствует очень низкому уровню эндемизма Карело-Мурманского региона (Гнатюк, 1999).

В большинстве северотаежных флор Карелии и Мурманской обл. немного ниже участие циркумполярных видов (45—50 %) (табл. 4). Заметно меньше приокеанических видов (около 5 %), немного больше преимущественно евразиатских (примерно 30 % в большинстве флор) и европейско-западносибирских (около 10 %); фенноскандийских видов также очень мало или они отсутствуют. В северотаежных восточноевропейских локальных флорах еще меньше доля циркумполярных видов (35—45 %) и больше преимущественно евразиатских (35—45 %). Прочие фракции представлены примерно так же, как в карельских и мурманских северотаежных флорах. В некоторых восточноевропейских (как тундровых, так и таежных) флорах в небольшом количестве появляются преимущественно сибирские и сибирско-американские виды (табл. 4).

Наиболее заметные отличия восточноевропейских флор подзоны южных гипоарктических тундр от кольских — снижение участия приокеанических и европейских видов и повышение — евразиатских и евразиатско-западноамериканских (табл. 4). Локальные флоры подзоны северных гипоарктических тундр отличаются от прочих самой высокой долей циркумполярных видов (около 60 %). В остальном они похожи на флоры южных гипоарктических тундр, отличаясь немного более низкой представленностью евразиатских (около 10 %) видов. Лесотундровые флоры Архангельской обл. по долготному составу ближе к соседним северотаежным, флора Лек-Воркуты — к флорам южных гипоарктических тундр.

Из сравниваемых долготных характеристик наибольший интерес для поставленной цели вызывает участие циркумполярных видов. Известно, что высокая доля во флорах таких видов является арктической чертой, она в среднем уменьшается с севера на юг в пределах как Арктической, так и Бореальной областей (Бубырева, 1998; Юрцев и др., 2001). По этому признаку флоры восточной части северного побережья Кольского п-ова оказываются ближе к арктическим, чем к бореальным.

ТАБЛИЦА 4

Долготный состав локальных флор

Долготные фракции и группы	Флоры северного побережья Кольского п-ова						Кольские и карельские флоры подзоны северной тайги (7 флор)	
	Дальние Зеленцы		Семиостровье		Ивановская губа			
	1	2	1	2	1	2	1	2
Циркумполярная:	153	56	125	55	123	53	102—165(140)	44—58(48)
Приокеаническая:	28	10	31	14	25	11	3—17(13)	1—6(4)
амфиокеаническая	6	2	6	3	6	3	1—6(5)	<1—2(2)
амфиатлантическая	22	8	25	11	19	8	2—11(8)	1—4(3)
Преимущественно азиатско-американская:	—	—	—	—	—	—	—	—
сибирско-американская*								
Преимущественно американская:	3	1	2	1	4	2	0—2(1)	0—1(<1)
американско-европейская								
Преимущественно евразиатская:	46	17	43	19	47	20	53—104(83)	20—31(28)
евразиатская	35	13	29	13	35	15	44—93(73)	17—28(25)
евразиатско-западноамериканская	7	3	10	4	8	3	5—9(8)	2—3(3)
восточноамериканско-евразиатская	4	1	4	2	4	2	1—3(2)	<1—1(1)
Преимущественно европейская:	45	16	27	12	32	14	44—72(57)	17—25(19)
европейская	32	12	18	8	21	9	23—36(30)	9—12(10)
европейско-западносибирская	10	4	8	4	10	4	18—32(25)	7—13(9)
фенноскандийская	3	1	1	<1	1	<1	0—4(1)	0—1(<1)
уральская	—	—	—	—	—	—	—	—
Преимущественно азиатская:	—	—	—	—	—	—	—	—
сибирская*	—	—	—	—	—	—	—	—
сибирско-западноамериканская*	—	—	—	—	—	—	—	—
сибирско-дизъюнктивно-американская*	—	—	—	—	—	—	—	—
Всего видов:	275	100	228	100	231	100	233—351(293)	100

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Долготные фракции и группы	Восточноевропейские флоры							
	подзоны северной тайги (15 флор)		подзоны лесотундры (3 флоры)		подзоны южных гипоарктических тундр (9 флор)		подзоны северных гипоарктических тундр (4 флоры)	
	1	2	1	2	1	2	1	2
Циркумполярная:	116—204(150)	33—44(36)	91—126(113)	43—46(44)	97—134(109)	48—56(52)	97—116(109)	58—63(61)
Приокеаническая:	6—18(9)	2—5(2)	10—14(12)	4—5(5)	8—15(10)	4—5(5)	5—8(7)	3—5(4)
амфиокеаническая	1—6(2)	<1—2(1)	0—4(3)	0—2(1)	0—2(0)	0—1(<1)	—	—
амфиатлантическая	5—12(7)	1—3(2)	9—10(10)	3—5(4)	8—15(10)	4—5(5)	5—8(7)	3—5(4)
Преимущественно азиатско-американская:	0—2(<1)	0—<1(<1)	0—2(1)	0—1(<1)	2—4(3)	1—2(1)	1—3(2)	1—2(1)
сибирско-американская*								
Преимущественно американская:	1—6(2)	<1—1(<1)	0—1(1)	0—<1(<1)	0—2(1)	0—1(<1)	1—2(2)	1
американско-европейская								
Преимущественно евразиатская:	103—220(166)	32—43(40)	69—105(88)	33—35(35)	53—84(63)	27—32(30)	34—47(41)	21—25(22)
евразиатская	93—199(151)	29—39(36)	47—92(72)	24—31(28)	30—59(39)	15—22(18)	15—21(18)	9—11(10)
евразиатско-западноамериканская	8—16(12)	2—4(3)	10—18(13)	4—9(6)	16—22(20)	7—12(10)	16—21(19)	10—11(10)
восточноамериканско-евразиатская	1—6(3)	<1—1(1)	1—4(3)	<1—2(1)	2—4(3)	1—2(2)	3—5(4)	2—3(2)
Преимущественно европейская:	47—137(84)	16—23(20)	17—50(37)	9—17(14)	9—25(15)	4—11(7)	6—9(7)	3—5(4)
европейская	26—79(45)	9—13(11)	6—26(19)	3—9(7)	2—14(6)	1—6(3)	2—6(4)	1—3(2)
европейско-западносибирская	21—58(39)	7—11(9)	11—24(18)	6—8(7)	5—14(9)	3—5(4)	2—4(3)	1—2(2)
фенноскандийская	0—1(0)	0—0<1(<1)	—	—	—	—	—	—
уральская	0—2(1)	0—<1(<1)	—	—	0—1(0)	0—<1(<1)	—	—
Преимущественно азиатская:	0—11(4)	0—3(1)	1—7(3)	<1—4(1)	0—21(11)	0—10(5)	7—17(14)	5—9(7)
сибирская*	0—9(4)	0—2(1)	0—4(2)	0—2(1)	0—15(6)	0—7(3)	2—7(5)	1—4(3)
сибирско-западноамериканская*	0—2(1)	0—<1(<1)	0—3(1)	0—2(1)	0—6(4)	0—3(2)	4—9(7)	3—5(4)
сибирско-дизъюнктивно-американская*	—	—	—	—	0—2(1)	0—1(<1)	1—2(1)	1
Всего видов:	295—586(415)	100	196—296(255)	100	180—279(212)	100	153—193(180)	100

Примечание. * — незначительно заходящие на восток европейской части.

По сходству состава долготных групп, оцененному с помощью коэффициента Съеренсена, рассмотренные флоры разделяются так, как они делятся по составу широтных групп. По составу долготных фракций флоры, как и следовало ожидать, демонстрируют заметно большее сходство (коэффициент Съеренсена между любыми двумя флорами по составу долготных фракций не менее 60 %, а по составу долготных групп — не менее 30 %); сходство флор северного побережья Кольского п-ова с флорами остальных регионов оказывается примерно одинаковым (коэффициент Съеренсена в среднем около 80 %), кроме восточноевропейских северотаежных (в среднем 70 %).

Заключение

По большинству проанализированных характеристик (богатство, таксономический, широтный и долготный состав) локальные флоры восточной части северного побережья Кольского п-ова оказались промежуточными между бореальными и арктическими. Такие флоры существуют во всех секторах. Например, В. Г. Сергиенко (1986) и В. А. Бубырева (1992) отнесли в своих системах флористического районирования одну и ту же территорию на юге п-ова Канин и прилегающем районе соответственно к Арктической и к Бореальной флористическим областям. Переходный характер имеют также наиболее южные из рассмотренных флор подзоны южных гипоарктических тундр Большеземельской тундры. На Кольском п-ове такие флоры характерны для узкой полосы самой северной части суши и от отнесения их к бореальным или арктическим зависит решение вопроса о наличии территорий, которых можно включить в Арктическую флористическую область. Считая наиболее значимым аргументом широтный состав этих флор (близость их по этому признаку к большеземельским флорам подзоны южных гипоарктических тундр и даже несколько большее сходство с флорами северных гипоарктических тундр, чем с северотаежными), их, вероятно, все же следует считать арктическими. Стоит также учесть, что эти флоры расположены в устьях рек, а флоры Дальних Зеленцов и Ивановской губы — к тому же в глубине крупных губ, что способствует проникновению и сохранению большого количества бореальных видов, а флоры других участков северного побережья, вполне вероятно, могут иметь более арктический (особенно по сравнению с флорами Дальних Зеленцов и Ивановской губы) характер. Таким образом, восточную часть северного побережья Кольского п-ова можно отнести к Арктической флористической области.

Благодарности

Идея анализа флор северной части Кольского п-ова для уточнения положения этой территории в системе флористического районирования принадлежит Б. А. Юрцеву, под чьим руководством была начата эта работа. Автор благодарен В. А. Костиной и А. В. Разумовской за разрешение воспользоваться их данными по флорам Дальних Зеленцов и Ивановской губы, Л. В. Аверьянову, Т. В. Егоровой, П. Г. Ефимову, И. Б. Кучерову, В. В. Петровскому, А. Н. Сенникову, Н. Н. Цвелеву за помощь в определении сборов; В. А. Костиной, И. Б. Кучерову, Л. Л. Занохе, О. В. Ребристой, Н. А. Секретаревой за советы и консультации. Большое спасибо Н. В. Матвеевой за руководство при обработке материалов и подготовке статьи.

Автор признателен администрации Мурманского морского биологического института за предоставленную возможность работы на биостанции в пос. Дальние Зеленцы, администрации Кандалакшского заповедника за возможность работы на Подпахтинском кордоне и в архиве и гербарии заповедника, сотрудникам Кольского Центра Охраны Дикой Природы за организацию экспедиции в район Ивановской губы и помощь А. В. Разумовской при проведении полевых работ.

Работа выполнена при финансовой поддержке СПбНЦ, Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 02-04-49142 и 05-04-49583), программы фундаментальных исследований президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов» и Совета по поддержке ведущих научных школ (руководитель проектов — академик Ю. И. Чернов). Флористические исследования в районе Ивановской губы выполнены в рамках природоохранного проекта WWF «Сокола над морем».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л., 1977. 188 с.

Алисов Б. П. Климатические области и районы СССР. М., 1947. 208 с.

Атлас Мурманской области / Под ред. В.Д. Милосердова и др. М., 1971. 33 с.

Белов Н. П., Барановская А.В. Почвы Мурманской области. Л., 1969. 147 с.

Берг Л. С. Ландшафтно-географические зоны СССР. Л., 1930. Ч.1. 401 с.

Богданова Н.Е., Вехов В.Н. Флора сосудистых растений Кемь-Лудского архипелага // Тр. Кандалакшского гос. заповедника. Вып. 7. Мурманск, 1969а. С. 3—59.

Богданова Н. Е., Вехов В. Н. Флора сосудистых растений острова Великого // Тр. Кандалакшского гос. заповедника. Вып. 7. Мурманск, 1969б. С. 126—177.

Борисов А. А. Климаты СССР. Пособие для высших учебных заведений. М., 1948.

Бреслина И. П. Флора и растительность Семи островов и прилегающего побережья Восточного Мурмана // Тр. Кандалакшского государственного заповедника. Вып. 7. Мурманск, 1969. С. 259—382.

Бубырева В. А. Флористическое районирование Северо-Запада и Севера европейской части России: подходы и методы: Автореф. ... канд. биол. наук. СПб., 1992. 17 с.

Бубырева В. А. Сравнение локальных флор тайги и тундры северного макросклона Русской равнины // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики: Матер. IV совещ. по сравнительной флористике, Березинский биосферный заповедник, 1998. СПб., 1998. С. 70—86.

Васильевская В. Д., Михайлов И. С., Ливеровская И. Т. и др. Почвенное районирование. Карта. М. 1:20 000 000 // Атлас Арктики. М., 1985. С. 119.

Верещагин Н. К. Зоогеографическое деление суши Арктической подобласти (по млекопитающим). Карта. М. 1:40 000 000 // Атлас Арктики. М., 1985. С. 138.

Вехов В. Н., Богданова Н. Е. Флора Беломорской биологической станции Московского государственного университета // Тр. Ботанического сада МГУ. Вып. 7. М., 1970. С. 5—34.

Виталь А. Д. Растительность и ландшафты Восточного Мурмана (Баренцево море) // Матер. V Науч. конф. Беломорской биологической станции им. Н. А. Перцева (2000). М., 2001. С. 100—106.

Воробьева Е. Г. Флора островов в вершине Кандалакшского залива // Флора и растительность Белого и Баренцева морей. Мурманск, 1996а. С. 57—89.

Воробьева Е. Г. Анализ флоры островов Кандалакшского залива // Флора и растительность Белого и Баренцева морей. Мурманск, 1996б. С. 89—100.

Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР / Под ред. В. Д. Александровой, Т. К. Юрковской. Л., 1989. 64 с.

Георгиевский А. Б. Флора и растительность Гавриловских островов // Флористические исследования в заповедниках РСФСР. Сб. научн. трудов. М., 1981. С.20—46.

Гнатюк Е. П. Флора Средней Карелии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1999. 18 с.

Глазовская М. А. Почвы мира. География почв. М., 1973. 427 с.

Городков Б. Н. Растительность тундровой зоны СССР. Л., 1935. 142 с.

Грибова С. А. Растительность. Карта. М. 1:10 000 000 // Атлас Арктики. М., 1985. С. 120—121.

Грибова С. А., Исаченко Т. И., Карпенко А. С. и др. Растительность европейской части СССР и Закавказья (проект легенды обзорной «Карты растительности европейской части СССР») // Геоботаническое картографирование. 1975. Л., 1975.

Зинова А. Д. Состав и фитогеографическое деление арктической водорослевой флоры // Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана: Тез. докл. Ленинград, 18—21 ноября 1974 г. Л., 1974. С. 12—13.

Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий. Карта. М. 1:8 000 000 / Под ред. Г. Н. Огуреева. М., 1999.

Исаченко А. Г. Системы и ритмы зональности // Изв. ВГО. 1971. № 1. С. 10—26

Казакова О. Н. Ландшафтное районирование Мурманской области // Северо-Запад европейской части СССР. 1972. Вып. 8. С. 135—157.

Камелин Р. В. Флористическое районирование. Карта. М. 1:45 000 000 // Большая Российская энциклопедия. Том «Россия». Природа. Ресурсы. Экология. М., 2004. С. 85.

Киселева К. В., Новиков В. С., Октябрева Н. Б. Сосудистые растения Соловецкого историко-архитектурного и природного музея-заповедника (аннотированный список видов) // Флора и фауна заповедных территорий СССР. 1997. Вып. 1. 43 с.

Климатологический атлас СССР. Вып. III. Л., 1933. Вып. 3. 72 с.

Королева Н. Е. Безлесные растительные сообщества побережья Восточного Мурмана // Растительность России. 2006. № 9. С. 20—42.

Костина В. А. Сосудистые растения заповедника «Пасвик» (Аннотированный список видов) // Флора и фауна заповедников. Вып.103. М., 2003. 43 с.

Кравченко А. В., Белоусова Н. А. Флора заповедника «Костомукшский» и возможности использования некоторых декоративных видов при озеленении северных городов и поселков Карельской АССР // Озеленение и садоводство в Карелии. Петрозаводск, 1990. С. 33—43.

Лавренко Е. М., Исаченко Т. И. Зональное и провинциальное ботанико-географическое разделение европейской части СССР // Изв. ВГО. 1976. № 6. С. 469—483.

Лавриненко И. А., Лавриненко О. В., Кулюгина Е. Е. Флора и растительность запада Большеземельской тундры (правобережье реки Ортина) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 6. С. 95—105.

Легкова В. Г., Бонбенков В. Н., Шмидт Л. А. и др. Геоморфология Карелии и Кольского полуострова. Л., 1977. 184 с.

Малышев Л. И. Моделирование флористического деления Европы с помощью кластерного анализа // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 7. С 16—33.

Мартыненко В. А. Сравнительная характеристика бореальных флор северо-востока европейской части СССР: дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 1974. 229 с. Библиотека Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН.

Панева Т. Д., Жерихина В. Н., Герасимов Д. Н. Флора сосудистых растений Гавриловского архипелага и прилежащих территорий (Восточный Мурман) // VIII—IX Междунар. семинары «Рациональное использование прибрежной зоны северных морей». 18 июля 2003 г., 17 июля 2004 г., Кандалакша. Матер. докл. СПб., 2006. С. 99—118.

Петров Л. С. Граница Арктики и принципы ее определения // Проблемы физико-географического районирования полярных стран. Тр. ААНИИ. Т. 304. Л., 1971. С. 18—35.

Прик З. М. Климатическое районирование Арктики // Проблемы физико-географического районирования полярных стран. Тр. ААНИИ. Т. 304. Л., 1971. С.72—84.

Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 216 с.

Ребристая О. В. Флора востока Большеземельской тундры. Л., 1977. 334 с.

Ребристая О. В., Юрцев Б. А. Ботанико-географические подзоны тундровой зоны. Карта. М. 1:20 000 000 // Атлас Арктики. М., 1985а. С. 125.

Ребристая О. В., Юрцев Б. А. Районирование Арктической флористической области. Карта. М. 1:20 000 000 // Атлас Арктики. М., 1985б. С. 126.

Реннинг У. И. Фитогеография арктической Западной Европы // Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 143—152.

Рутилевский Г. Л. Зоогеографическое районирование Арктики // Проблемы физико-географического районирования полярных стран. Тр. ААНИИ. Т. 304. Л., 1971. С. 128—146.

Рутилевский Г. Л. Комплексное биогеографическое районирование. Карта. М. 1:20 000 000 // Атлас Арктики. М., 1985. С. 140—141.

Секретарева Н. А. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М., 2004. 129 с.

Семенов И. В., Сиско Р. К. Физико-географическое районирование. Карта. М. 1:10 000 000 // Атлас Арктики. М., 1985. С. 138.

Сергиенко В. Г. Флора полуострова Канин. Л., 1986. 147 с.

Соколов Д. Д. Флора окрестностей села Ковда на Белом море. М., 1992. 48 с.

Сочава В. Б., Городков Б. Н. Арктические пустыни и тундры // Растительный покров СССР. Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР». М. 1:4 000 000. М.; Л., 1956. С. 61—138.

Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 247 с.

Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.

Флора европейской части СССР. Т. 1—11. Л., 1974—2004.

Флора Мурманской области. Т. 1—5. М.; Л., 1953—1966.

Флора северо-востока европейской части СССР. Т. 1—4. Л., 1974—1977.

Цинзерлинг Ю. Д. География растительного покрова Северо-Запада европейской части СССР // Тр. Геоморфологического ин-та. Вып. 4. Л., 1932. 377 с.

Чернов Е. Г. Карта растительности Кольского полуострова в масштабе 1:1 000 000 с пояснительным текстом: дис. ... канд. биол. наук. Кировск, 274 с. 1953. Библиотека ПАБСИ КНЦ РАН.

Чернов Ю. И., Матвеева Н. В. Ландшафтно-зональное распределение видов арктической биоты // Успехи современной биологии. 2002. Т. 122. № 1. С. 26—45.

Чиненко С. В., Костина В. А., Разумовская А. В. Состав флоры сосудистых растений восточной части северного побережья Кольского полуострова // Биоразнообразие растительного покрова Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана. Тр. Всеросс. конф. (Сыктывкар, 22—26 мая 2006 г.). Сыктывкар, 2006. С. 200—214.

Шмидт В. М. Флора Архангельской области. СПб., 2005. 345 с.

Штегман Б. К. Основы орнитографического деления Палеарктики. Карта. М. 1:40 000 000 // Атлас Арктики. М., 1985. С. 138.

Юрцев Б. А., Сафронова И. Н. Дискуссия об отношении комплексного ботанико-географического районирования к неботаническим видам природного районирования // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 1. С. 162—170.

Юрцев Б. А., Семкин Б. И. Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 12. С. 1706—1718.

Юрцев Б. А., Катенин А. Е., Королева Т. М. и др. Опыт создания сети пунктов мониторинга биоразнообразия Азиатской Арктики на уровне локальных флор: зональные тренды // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 9. С. 1—27.

Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9—104.

Яковлев Б. А. Климат Мурманской области. М., 1961. 200 с.

Ahti T., Hämet-Ahti L., Jalas J. Vegetation zones and their sections in northwestern Europe // Annales botanici Fennici, 1968. 5. P. 169—211.

CAVM Team. Circumpolar Arctic Vegetation Map. Scale 1:7 500 000. Conservation of Arctic Flora and Fauna (CAFF). Map No.1. U.S. // Fish and wildlife Service, Anchorage, Alaska, 2003.

Engler A. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der extratropischen Floren gebicte der südlichen Hemisphäre und der tropischen Gebiete. Leipzig, 1882. 386 S.

Hayek A. Allgemeine Pflanzengeographie. Berlin, 1926. 409 S.

Hulten E. Atlas of the distribution of vascular plants in Northwestern Europe. Stockholm, 1971. 531 p.

Meusel H., Jäger E., Weinert E. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Bd 9. Jena, 1965. Text, 583 S. Karten, 258 S.

Moen A. National Atlas of Norway. Vegetation. Norwegian Mapping Authority, Hønefoss, 1999. 200 p.

Sjors H. Amphi-Atlantic zonation, Nemoral to Arctic // North Atlantic biota and their history. Oxford et al., 1963. P. 109—124.

Walter H. Vegetationszonen und Klima. Jena, 1970. 244 S.

SUMMARY

Three local floras from the eastern part of the northern coast of Kola Peninsula were analyzed in the context of composition of families and genera, longitudinal and latitudianl geographical groups and. The work was aimed at creation a well-grounded view of including this area in the Arctic or Boreal floristic region, with opposite opinions having been proposed on this problem by different scientists.

The studied local floras comprise 231—275 species of 129—148 genera and 51—59 families. Predominant families are *Cyperaceae*, *Poaceae* (they include approximately equal numbers of species, and much more than the other families), *Asteraceae*, *Caryophyllaceae*, *Rosaceae*, *Salicaceae*, *Juncaceae*, *Ericaceae* (including *Vacciniaceae*), *Scrophulariaceae* and *Ranunculaceae*; predominant genera are *Carex* and *Salix*. Latitudinal composition of the floras is as follows: 23—31 % are arctic, arctic-alpine and metaarctic species altogether (mostly second ones), about 20 % hypoarctic and hypoarctic-montane, 30 % arctic-boreal and 13—27 % boreal species. Longitudinal composition: 55 % of circumpo-

lar species, 20 % of mainly Eurasian, 15 % of mainly European, 10—14 % of pre-oceanic (mostly amphi-atlantic) species.

The local floras of the eastern part of the northern coast of Kola Peninsula were compared with 38 arctic and boreal floras of adjacent areas: from northern taiga subzone in Kola, Karelia and the North-East European Russia, and from forest-tunda, southern hypoarctic and northern hypoarctic tundra subzones in the North-East European Russia. On the most parameters, they are mostly alike East-European south tundra local floras, between proper arctic and proper boreal floras and a little closer to the first ones. So, they can be considered as floras of arctic types. This is an argument for including some parts of the northern coast of Kola Peninsula in the Arctic floristic region.

УДК 575.174.015.3 : 581.154 : 582.675.1 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 1

© Н. И. Федоров,[1] Н. Н. Редькина,[2] О. И. Михайленко,[1] Ю. А. Янбаев[2]

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ АЛЛОЗИМОВ *ACONITUM LYCOCTONUM* (*RANUNCULACEAE*) НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

N. I. FEDOROV, N. N. REDKINA, O. I. MIKHAILENKO, Yu. A. YANBAEV.

GEOGRAPHICAL ALLOZYME VARIABILITY OF POPULATIONS OF *ACONITUM LYCOCTONUM* (*RANUNCULACEAE*) IN THE SOUTHERN URALS

[1] Институт биологии Уфимского научного центра РАН
450054 Уфа, пр. Октября, 69
Факс (347)-2355241
E-mail: fedorov@anrb.ru
[2] Сибайский институт (филиал) Башкирского государственного университета
453837 Республика Башкортостан, Сибай, ул. Белова, 21
Факс (34775)-3-50-82
E-mail: Yanbaev_ua@mail.ru

Поступила 15.02.2007

С использованием аллозимов малатдегидрогеназы, глутаматдегидрогеназы и шикиматдегидрогеназы, разделенных полиакриламидным гель-электрофорезом, изучены географические закономерности внутривидовой изменчивости лекарственного растения *Aconitum lycoctonum* L. (*Ranunculaceae*) на Южном Урале. Выявлен низкий уровень дифференциации популяции (в среднем F(ST) = 0.044), свидетельствующий о значительном генетическом потоке. Попарные значения генетического расстояния Нея между выборками изменяются от 0.002 до 0.103, при этом выборки из высокогорий генетически различаются в большей степени. Результаты обсуждаются в связи с послеледниковой историей развития вида в регионе.

Ключевые слова: аллозимы, межпопуляционная дифференциация, *Aconitum lycoctonum*, Южный Урал.

Борец северный (*Aconitum lycoctonum* L. = *A. septentrionale* Koelle — сем. *Ranunculaceae*) является перспективным источником дитерпенового алкалоида лаппаконитина — действующего вещества антиаритмического препарата аллапинина (Юнусов, 1996). Он широко распространен в растительных сообществах Южного Урала (Цицилин, Шретер, 1990; Федоров, Мартьянов, 1993), встречается в светлых сосново-березовых, разреженных широколиственных и смешанных хвойно-широколиственных лесах, в высокотравных сообществах по берегам лесных ручьев и в подгольцовых лугах у верхней границы леса.

При проведении ресурсоведческих исследований *A. lycoctonum* на Южном Урале была выявлена высокая межвыборочная морфологическая изменчивость растений, произрастающих в контрастных экологических условиях (Федоров, 2006). Однако выделить популяции этого вида в регионе оказалось крайне сложно из-за слабой изоляции растений из разных местообитаний и широкой зоны перехода между морфологически контрастными выборками. В связи с этим для оценки степени дифференциации субпопуляций, выделенных по морфологическим особенностям растений (Федоров, 2006), представляет интерес использование аллозимов, показавших свою эффективность в качестве генетических маркеров при изучении *A. lycoctonum* и других видов рода *Aconitum* L. за рубежом (Utelli et al., 1999; Cole, Kuchenreuther, 2001; Zhang et al., 2003).

Целью данной работы является изучение географических закономерностей дифференциации субпопуляций *A. lycoctonum* на Южном Урале с использованием в качестве генетических маркеров аллозимов.

Материал и методика

Материал для исследования собран на 11 пробных площадях, заложенных в 4 экологических субпопуляциях этого вида: центрально-предуральской, низкогорной, высокогорной и подгольцовой (табл. 1, рис. 1) (Федоров, 2006). Центрально-предуральская субпопуляция представлена четырьмя выборками (У1, У2, ГФ, КУ), приуроченными к широколиственным лесам равнинной части Предуралья; низкогорная субпопуляция — 2 выборками (АС — в северной части Башкирского Предуралья, К5 — на Уфимском плато), приуроченными к смешанным хвойно-широколиственным лесам; подгольцовая — 1 выборкой (И5), приуроченной к низкотравным подгольцовым лугам, граничащим с тундровой растительностью на плоской вершине горы Малый Иремель; высокогорная — 4 выборками, расположенными ниже на склонах: 2 из них (И3, И4) приурочены к высокотравным сообществам выше границы леса, а 2 другие (И1, И2) — к ниже расположенным сосново-березовым лесам.

На каждой пробной площади методом случайного отбора были собраны корни 32 генеративных растений, находящихся не ближе, чем в 20 м друг от друга. Для выделения изоферментов использовали ткани покоящихся корневых почек. К их навеске добавляли равное количество нерастворимого поливинилполипир-

ТАБЛИЦА 1

Характеристика выборок *Aconitum lycoctonum*

Субпопуляции	Выборки	Тип растительного сообщества	Участие вида в растительном сообществе, %	Содержание лаппаконитина в корнях, %
Центрально-предуральская	У1	A—T	5—10	0.61
	У2	A—T	3—5	0.60
	ГФ	A—T	3—5	0.48
	КУ	A—T	10—15	0.62
Низкогорная	АС	T—P	Единично	1.52
	К5	T—P	»	0.67
Высокогорная	И1	V—P	»	1.74
	И2	L—L	15—20	1.54
	И3	Cu—Aa	3—5	1.66
	И4	Cu—Aa	3—5	1.62
Подгольцовая	И5	A—A	Единично	1.59

Примечание. Сокращенные названия ассоциаций (Ямалов и др., 2004): A—T — Aegopodio podagrariae—Tilietum cordatae, T—P — Tilio cordatae—Piceetum obovatae, V—P — Vaccinio myrtilli—Piceetum obovatae, L—L — Lathyro gmelinii—Laricetum sibiricae, Cu—Aa — Cicerbito uralensis—Aconogononetum alpini, A—A — Anemonastro—Aconogononetum alpini. Средневыборочные данные по содержанию лаппаконитина в корнях растений *A. lycoctonum* приведены по опубликованным нами ранее данным (Федоров и др., 1996; Федоров, 2006).

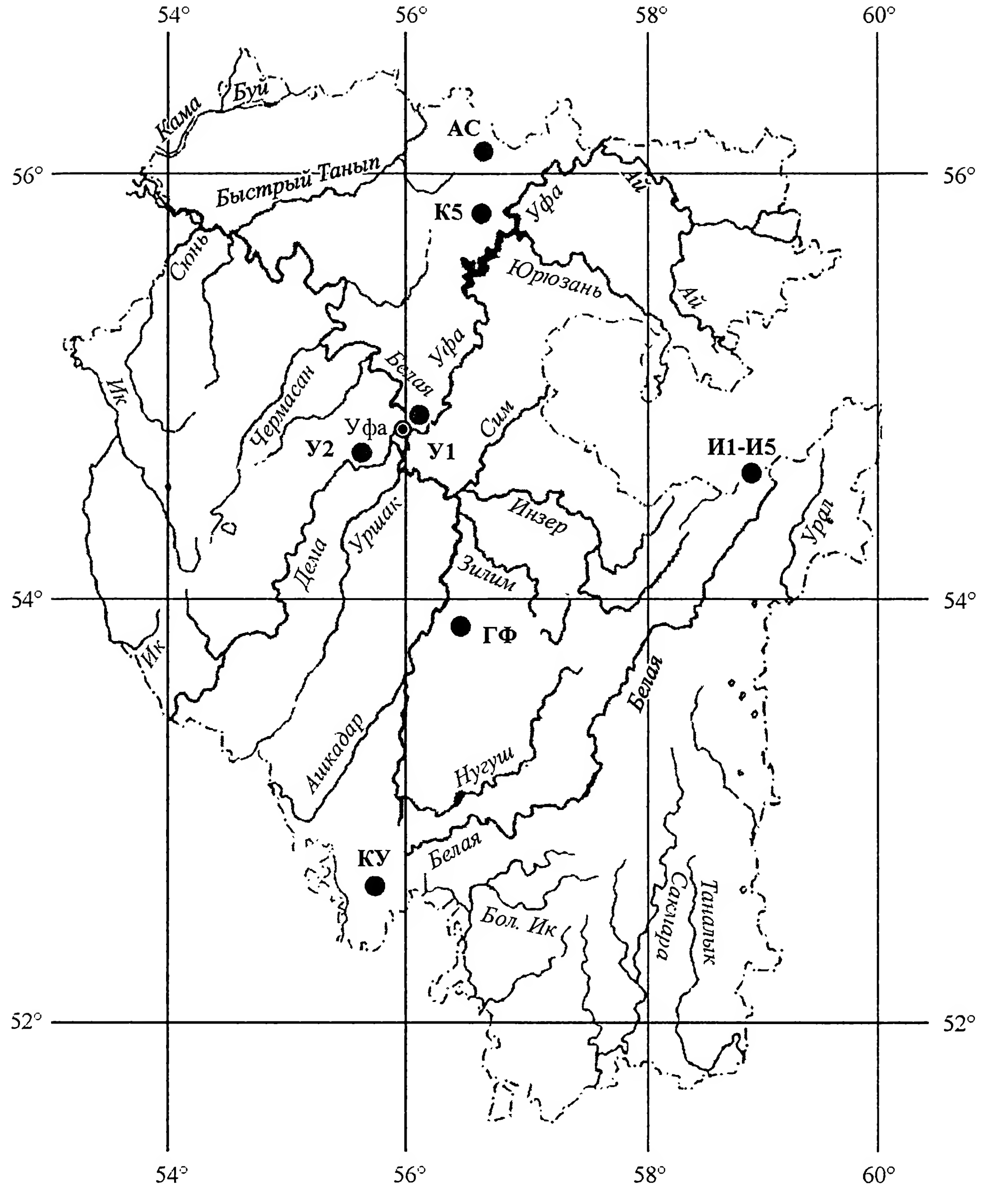


Рис. 1. Расположение изученных выборок *Aconitum lycoctonum* на территории Республики Башкортостан.
Обозначения выборок — см. табл. 1.

ролидона и десятикратное количество экстрагирующего буфера (0.1 М трис-HCl, pH 8.0), содержащего 17% сахарозы, 0.5 % диэтилдитиокарбамата натрия, 0.5 % 2-меркаптоэтанола, 1 % натриевой соли аскорбиновой кислоты, 0.1 % этилендиаминотетрауксусной кислоты. Гомогенизацию почек осуществляли в фарфоровых ступках, гомогенат затем центрифугировали 10 мин при 12 000 об/мин. В одну лунку геля наносили 40 микролитров супернатанта, содержащего 20 % сахарозы. Разделение изоферментов проводили методом вертикального полиакриламидного гель-электрофореза с pH разделяющего геля 8.9 (Davis, 1964; Ornstein, 1964). Гистохимическое выявление изоферментов в гелях осуществляли по стандартным методикам (Shaw, Prassad, 1970).

В результате электрофоретического анализа ряда ферментных систем было установлено, что для изучения дифференциации и изменчивости выборок *A. lycoctonum* в качестве генетических маркеров наиболее перспективными являются изоферменты трех систем: малатдегидрогеназы (MDH, номенклатурный номер 1.1.1.37), глутаматдегидрогеназы (GDH, 1.4.1.2) и шикиматдегидрогеназы (SKDH, 1.1.1.25) вследствие их полиморфности, высокой активности, возможности простой интерпретации наследования. Для обозначения локусов первую прописную букву сокращенного названия фермента оставляли без изменения, а последующие заменяли на строчные. Аллелям присваивали номера с использованием арабских цифр, причем аллозиму с наибольшей электрофоретической подвижностью присваивали цифру 1, следующему — 2 и т. д. Статистический анализ результатов осуществляли с применением компьютерной программы BIOSIS-1 (Swofford, Selander, 1981).

Результаты и их обсуждение

Установлено, что у глутаматдегидрогеназы выявляется одна интенсивная зона активности с двумя группами электрофоретических вариантов: первая из них состоит из 3 однополосных с четкими границами, а вторая — из 5 разных фенотипов с диффузным окрашиванием. Однополосные фенотипы образуются у гомозиготных, а диффузные — у гетерозиготных особей. Варьированием условий электрофореза установлено, что диффузные варианты состоят из 7 полос, свидетельствуя о гексамерной четвертичной структуре глутаматдегидрогеназы.

В использованной системе электрофореза малатдегидрогеназа в гелях образует 3 области активности. В зоне с наибольшей электрофоретической подвижностью (Mdh-1) у разных растений обнаружено 3 фенотипа: 2 однополосных варианта и 1 — трехполосный. Наличие трехполосного спектра у гетерозиготных особей доказывает димерную четвертичную структуру фермента. Следующая по электрофоретической подвижности зона активности копирует фенотипы изоферментов Mdh-1 и, по-видимому, представляет межлокусные гетеродимеры. Ближе к катодной части геля дополнительно выявляется мономорфная полоса.

При окрашивании изоферментов шикиматдегидрогеназы обнаруживается одна основная зона активности с 3 двухполосными и 5 четырехполосными фенотипами. Двухполосные варианты характерны для гомозиготных особей, а четырехполосные — для гетерозиготных. Шикиматдегидрогеназа у *A. lycoctonum* является, по-видимому, мономерным ферментом, а двухполосность гомозигот обусловлена посттрансляционными модификациями аллозимов.

Установлено, что по частотам аллелей изученные выборки в целом довольно близки (табл. 2). В то же время различия относительно близкорасположенных выборок подгольцовой (И5) и высокогорной субпопуляций (И1-И4) оказались сопоставимы с гетерогенностью аллельных частот другой, предуральской, группы.

На условной трансекте «север-юг» у предуральских выборок КУ, ГФ, У2, У1, К5 и АС отмечается клинальное возрастание частоты аллеля 2-го локуса Gdh-1 (0.469—0.484—0.641—0.672—0.703—0.734 соответственно). Такая же закономерность прослеживается и при рассмотрении генотипа, несущего данный аллель в гомозиготной форме (0.563—0.500—0.469—0.375—0.219—0.187). Наблюдаемая гетерозиготность в Gdh-1 увеличивается от северных выборок к южным (0.375—

ТАБЛИЦА 2

Частота аллелей в выборках *Aconitum lycoctonum*

Выборки	Mdh-1		Gdh-1					Skdh-1			
	1	2	1	2	3	4	5	1	2	3	4
Выборки из Башкирского Предуралья											
КУ	0.297	0.703	0.234	0.469	0	0.297	0	0.047	0.031	0.922	0
ГФ	0.328	0.672	0.141	0.484	0	0.375	0	0.078	0	0.906	0.016
У1	0.359	0.641	0.078	0.672	0	0.250	0	0.219	0	0.703	0.078
У2	0.359	0.641	0.219	0.641	0	0.141	0	0.203	0	0.766	0.031
К5	0.344	0.656	0.156	0.703	0	0.141	0	0.219	0	0.766	0.016
АС	0.234	0.766	0.078	0.734	0.063	0.125	0	0.203	0.016	0.781	0
Выборки в районе горного массива Иремель											
И1	0.313	0.688	0.094	0.797	0	0.109	0	0.047	0	0.891	0.063
И2	0.453	0.547	0.141	0.688	0	0.172	0	0.31	0	0.922	0.047
И3	0.406	0.594	0.063	0.813	0	0.094	0.031	0.141	0	0.781	0.078
И4	0.359	0.641	0.172	0.688	0	0.141	0	0.047	0	0.953	0
Выборка подгольцовой субпопуляции											
И5	0.578	0.422	0.109	0.828	0	0.063	0	0.141	0	0.859	0

0.437—0.437—0.531—0.594—0.625). По другим аллелям и локусам клинального изменения их частот не обнаружено.

Большая часть генетической изменчивости приходится на внутривыборочную составляющую (95.8 %). Выявлена относительно небольшая величина доли межвыборочного генетического разнообразия ($F_{ST} = 0.042$ или 4.2 %). По отдельным локусам этот показатель составляет 3.2 % (Mdh-1), 5.0 % (Gdh-1) и 4.6 % (Skdh-1).

Полученные результаты согласуются с данными литературы о низком уровне межпопуляционной изменчивости у *A. lycoctonum* и других видов этого рода. Так, в Европе исследована генетическая дифференциация 19 популяций комплекса *A. lycoctonum*, широко распространенного на континенте (Uteli et al., 1999). При этом лишь 31 % общей генетической изменчивости принадлежит межвыборочной компоненте. Это позволило сделать вывод о том, что комплекс, несмотря на высокую морфологическую изменчивость, образован одним видом.

В США с использованием двух типов маркеров (аллозимов и случайно амплифицированной полиморфной ДНК (или RAPDs)) исследована дифференциация 13 популяций *A. noveboracense* Gray., *A. columbanium* Nutt. и *A. uncinatum* L. (Cole, Kuchenreuter, 2001). У этих 3 таксонов генетическая подразделенность оказалась не очень высокой ($F_{ST} = 0.240$ или 24 %). Особенно слабая дифференциация отмечена при сравнении популяций в пределах каждого из них — 68 % популяций были идентичны на 95—100 %. Оба типа маркера показали одни и те же закономерности.

В Китае при изучении 8 выборок комплекса *A. delavayi* Fr. установлена высокая генетическая идентичность популяций *A. episcopale* Leve. по частотам аллозимов (Zhang et al., 2003). Более того, очень слабая генетическая дивергенция выявлена между *A. stapfianum* H.-M. и *A. delavayi* Fr., что позволило авторам рекомендовать рассматривать их в качестве одного вида. Слабая дифференциация изученных таксонов выявлена, несмотря на то что их популяции изолированы и занимают очень узкие экологические ниши.

Показатель межпопуляционной подразделенности (Wright, 1978) подсчитан нами отдельно для иремельской ($F_{ST} = 2.8$ %) и предуральской ($F_{ST} = 3.3$ %) групп проб-

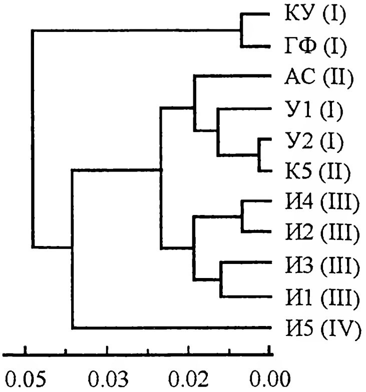


Рис. 2. Кластеризация южноуральских выборок *Aconitum lycoctonum* на основе генетического расстояния D.

Субпопуляции: I — центрально-предуральская, II — низкогорная, III — высокогорная, IV — подгольцовая.

ных площадей. Обращает на себя внимание, что расположенные в пределах одного горного массива подгольцовая (И5) и высокогорная субпопуляции (И1-И4) дифференцированы практически на таком же уровне, как выборки в Башкирском Предуралье, удаленные с севера на юг на 450 км.

На дендрограмме, построенной на основе генетического расстояния М. Нея (Nei, 1972) (рис. 2), выборки из Башкирского Предуралья разделяются на 2 отдельных кластера. По генетическому расстоянию на относительно высоком уровне (D = 0.049) отделяется от остальных кластер из 2 выборок центрально-предуральской субпопуляции (ГФ, КУ). Они приурочены к лесам, граничащим со степными сообществами. Вторую группу образуют центрально-предуральские (У1, У2) и низкогорные (АС, К5) выборки. К ним близок кластер, включающий выборки высокогорной субпопуляции (И1-И4). Подгольцовая субпопуляция (И5) на дендрограмме примыкает к ним на уровне D = 0.040.

По литературным данным (Горчаковский, 1962; Панова, 1996), в плейстоцене бóльшую часть Южного Урала и Предуралья занимали безлесные участки с горно-степной растительностью. Вероятно, в этот период вид *A. lycoctonum* на Южном Урале был представлен 3 популяциями, изолированными в разной степени: дизъюнктивной южно-предуральской, обширной горно-равнинной и подгольцовой. Последняя была больше приурочена к периметру тундровых сообществ и, естественно, имела намного большее распространение, чем в настоящее время. Впоследствии в голоцене с изменением климата в Башкирском Предуралье образовалась обширная метапопуляция (включающая исследованные нами выборки К5, У2, У1 и Ас), что подтверждается нечеткими морфологическими различиями выборок, образующих субпопуляции этого вида (Федоров, 2006). По морфологическим признакам достаточно четко отличаются только центрально-предуральская и подгольцовая субпопуляции. Растения центрально-предуральской субпопуляции отличаются более густым опушением побега и низкой встречаемостью красновато-фиолетовой окраски цветков. Вероятной причиной достаточно выраженной генетической дифференциации южной части центрально-предуральской субпопуляции от выборок, расположенных в центральной и северной частях Предуралья, может быть их длительная изоляция в плейстоцене и расположение в более засушливом климате.

Растения подгольцовой субпопуляции отличаются от других меньшими размерами, менее ветвистым соцветием с пропорционально более длинным конечным междоузлием, большей рассеченностью листовой пластинки, крайние лопасти которой чаще налагаются друг на друга, и более широким шлемом цветков (Федоров, 2006). Морфологически они близки к растениям формы этого вида, встречающейся в горных местообитаниях на Скандинавском п-ове (Ворошилов, 1952). Морфологическая и генетическая дифференциация растений подгольцовой субпопуляции от растений высокогорной субпопуляции, расположенной ниже по склонам горы Малый Иремель, связана с различной продолжительностью сохранения снежного покрова. Она влияет на сроки начала вегетации и начала цветения и обусловливает частичную фенологическую изоляцию этих субпопуляций (Федоров, 2006).

Выявленная нами относительно низкая генетическая межвыборочная дифференциация в пределах большей части Башкирского Предуралья и Южного Урала в целом согласуется с нечетким морфологическим различием растений субпопуляций вида *A. lycoctonum* на этой территории. Более высокое содержание лаппаконитина в корнях растений в горно-лесной зоне, по сравнению с типичными равнинными местообитаниями (табл. 1), может быть связано с адаптацией растений к жестким климатическим условиям высокогорий (Федоров, 2006). Полученные результаты необходимо учитывать при охране и организации ресурсного использования *A. lycoctonum* в качестве источника сырья для производства препарата аллапинин.

Выводы

1. Выборки *Aconitum lycoctonum* из различных местообитаний на Южном Урале генетически дифференцированы относительно слабо: доля межвыборочного генетического разнообразия составила 4.2 %, что подтверждает правомерность выделения на Южном Урале у этого вида единой метапопуляции.

2. Генетические различия выборок растений субпопуляций *A. lycoctonum* на Южном Урале обусловлены изоляцией отдельных фрагментов дизъюнктивного ареала этого вида в плейстоценовый период и частичной фенологической изоляцией растений подгольцовой субпопуляции в настоящее время.

3. Выявленные генетические различия субпопуляций *A. lycoctonum* на Южном Урале не совпадают с закономерностями географической изменчивости содержания в корнях растений алкалоида лаппаконитина. Более высокое содержание этого алкалоида в корнях в горных местообитаниях может быть связано с адаптацией растений к жестким климатическим условиям высокогорий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ворошилов В. Н. Об аконите высоком и близких к нему видах на территории СССР // Бюл. Главн. бот. сада. 1952. Вып. 11. С. 59—63.

Горчаковский П. Л. Эндемичные и реликтовые элементы во флоре Урала и их происхождение // Охрана природы на Урале. Свердловск, 1962. Вып. 3. С. 886—889.

Панова Н. К. История развития лесной растительности на Урале в голоцене // Лесообразовательный процесс на Урале и в Зауралье. Екатеринбург, 1996. С. 26—49.

Федоров Н. И. Aconitum L. и *Delphinium* L. на Южном Урале: внутривидовая структура, закономерности содержания алкалоидов, оптимизация ресурсного использования: Автореф. дис. ..... д-ра биол. наук. Уфа, 2006. 46 с.

Федоров Н. И., Мартьянов Н. А. Особенности распространения и динамики ценопопуляций *Aconitum septentrionale* Koelle в растительных сообществах Башкирии // Раст. ресурсы. 1993. Т. 29. Вып. 3. С. 29—34.

Федоров Н. И., Мартьянов Н. А., Никитина В. С., Ишбирдина Л. М. Содержание алкалоида лаппаконитина в подземной и надземной частях *Aconitum septentrionale* Koelle в растительных сообществах Башкирии // Раст. ресурсы. 1996. Т. 32. Вып. 3. С. 96—101.

Цицилин А. Н., Шретер А. И. Прогноз природных ресурсов *Aconitum septentrionale* Koelle в Башкирской АССР // Раст. ресурсы. 1990. Т. 26. Вып. 4. С. 513—519.

Юнусов М. С. Дитерпеновые алкалоиды флоры России и сопредельных государств // Баш. хим. журн. 1996. Т. 3. № 1—2. С. 17—37.

Ямалов С. М., Мартыненко В. Б., Голуб В. Б., Баишева Э. З. Продромус растительных сообществ Республики Башкортостан: Препринт. Уфа, 2004. 64 с.

Cole C. T., Kuchenreuther M. A. Molecular markers reveal little genetic differentiation among *Aconitum noveboracense* and *A. columbianum* (*Ranunculaceae*) populations // Amer. J. Bot. 2001. Vol. 88. P. 337—347.

Davis B. J. Disc electrophoresis. 11. Methods and application to human serum proteins // Ann. New York. Acad. Sci. 1964. Vol. 121. № 2. P. 404—427.

Nei M. Genetic distance between populations // Amer. Naturalist. 1972. Vol. 106. P. 283—292.

Ornstein L. Disc-electrophoresis. I. Background and theory // Ann. New York. Acad. Sci. 1964. Vol. 121. P. 321—349.

Shaw C. R., Prassad R. Starch gel electrophoresis of enzymes — a compilation of recipes // Biochem. Genet. 1970. Vol. 4. P. 297—320.

Swofford D. L., Selander R. B. BIOSYS-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoresis data in population genetics and systematics // J. Hered. 1981. Vol. 72. P. 281—283.

Utelli A. B., Roy B. A., Baltisberger M. History can be more important than «pollination syndrome» in determining the genetic structure of plant populations: the case of *Aconitum lycoctonum* (*Ranunculaceae*) // J. Hered. 1999. Vol. 82. P. 574—584.

Wright S. Evolution and the genetic of populations. Variability within and among natural populations. Chicago, 1978. 580 p.

Zgang F., Kong H., Ge S. Allozyme variation and population differentiation of the *Aconitum delavayi* complex (*Ranunculaceae*) in the Hengduan Mountains of China // Biochem. Genet. 2003. Vol. 41. P. 47—55.

SUMMARY

The allozyme analysis of malate dehydrogenase, glutamate dehydrogenase and shikimate dehydrogenase using polyacrylamide gel-electrophoresis was employed to study the geographical genetic variability of a medicinal herb, *Aconitum lycoctonum* L. (*Ranunculaceae*) in the Southern Urals. The levels of the differentiation were low (mean F(ST) = 0.044), suggesting considerable levels of gene flow among populations. Comparisons resulted in Nei's genetic distances of between 0.02 and 0.103, with higher distances being between adjacent populations within highlands. These results are interpreted in the context of the postglacial history of the species within the region.

УДК 582.263 + 577.115 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 1

© М. А. Киселева, Е. Р. Котлова

ВЛИЯНИЕ ДЛИТЕЛЬНОГО ФОСФОРНОГО ГОЛОДАНИЯ НА МЕМБРАННЫЕ ЛИПИДЫ СВОБОДНОЖИВУЩЕГО И СИМБИОТИЧЕСКИХ ВИДОВ *PSEUDOCOCCOMYXA* (*CHLOROPHYTA*)

M. A. KISELEVA, E. R. KOTLOVA.

THE EFFECT OF LONG-TERM PHOSPHATE STARVATION ON THE MEMBRANE LIPIDS OF FREE-LIVING AND SYMBIOTIC *PSEUDOCOCCOMYXA* (*CHLOROPHYTA*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс: +7(812)3461090
E-mail: kismasha@yandex.ru
Поступила 24.05.2007

Изучены состав и содержание мембранных глицеролипидов зеленых водорослей рода *Pseudococcomyxa*, выращенных на полной питательной среде и в условиях дефицита фосфора. Исследования проведены на свободноживущем виде *P. chodatii*, а также симбиотических видах *P. variolosae* (фотобионт лишайника *Peltigera leucophlebia*) и *P. mucigena* (фотобионт *Peltigera aphthosa*). Показано, что недостаток фосфора приводит к резкому снижению содержания большинства мембранных липидов, причем наиболее существенные изменения затрагивают фракцию фосфолипидов. В этих условиях модифицируется липидный профиль — на фоне почти полной редукции фосфолипидов увеличивается относительное содержание гликолипидов и липидов бетаинового типа.

Ключевые слова: мембранные липиды, дефицит фосфора, зеленые водоросли, *Pseudococcomyxa*.

В последние годы активно исследуется роль хлоропластов в адаптации автотрофных организмов к неблагоприятным воздействиям внешней среды. На примере многих видов водорослей и высших растений показано, что в стрессовых условиях, сопровождающихся изменениями скорости и направленности метаболических процессов, на фоне снижения интенсивности синтеза фосфолипидов может усиливаться образование гликолипидов — основных компонентов мембран хлоропласта (Regnault et al., 1995; Khozin-Goldberg, Cohen, 2005). Эта тенденция наиболее ярко проявляется при недостатке фосфора.

Известно, что фосфор является ключевым компонентом многих клеточных процессов, в том числе энергетического обмена, фотосинтеза, дыхания, синтеза макромолекул. Он участвует в реакциях рецепции и трансдукции клеточного сигнала, связан с регуляцией ростовой активности и морфогенеза. В экстремальных условиях в клетке может происходить перераспределение имеющегося фосфора в пользу процессов, направленных на поддержание ее гомеостаза, например на синтез дополнительных молекул РНК, ДНК, АТФ. В подобной ситуации фосфолипиды, которые, как известно, содержат приблизительно одну треть клеточного фосфора, выступают в качестве резерва данного элемента. При этом на уровне липидного метаболизма могут наблюдаться следующие изменения: 1) снижение интенсивности синтеза всех липидных соединений, в первую очередь фосфолипидов; 2) подавление синтеза одних классов фосфолипидов и сохранение исходного уровня синтеза других; 3) инактивация синтеза фосфолипидов и одновременно компенсаторное образование бесфосфорных липидов. Во всех случаях качественный состав мембранных липидов существенно изменяется.

В настоящее время описано несколько типов компенсаторных реакций. Так, например, редуцированные фосфолипиды могут замещаться гликолипидами. На побегах и корнях овса, а также листьях *Arabidopsis thaliana* показано, что вызванное фосфорным голоданием снижение количества фосфолипидов полностью компенсируется дигалактозилдиацилглицеринами (ДГДГ) (Härtel et al., 2000; Andersson et al., 2003). Согласно данным другого исследования, выполненного на *Arabidopsis thaliana*, в условиях недостатка фосфора на фоне уменьшения содержания фосфолипидов может увеличиваться концентрация сразу нескольких классов гликолипидов — ДГДГ и сульфохиновозилдиацилглицеринов (СХДГ) (Yu et al., 2002).

Помимо гликолипидов, существенную роль в адаптации к дефициту фосфора могут играть липиды бетаинового типа, входящие в состав мембран некоторых прокариотов, а также водорослей и криптогамных растений (Dembitsky, 1996). Исследования, проведенные на фотосинтезирующей бактерии *Rhodobacter sphaeroides*, показали, что в условиях недостатка фосфора происходит увеличение содержания, как глико-, так и бетаиновых липидов (Benning et al., 1993). Подобная реакция была обнаружена у пресноводной водоросли *Monodus subterraneus* (Khozin-Goldberg, Cohen, 2006). Вместе с тем в работе по влиянию дефицита фосфора на различные виды симбиотических водорослей было установлено, что подавление синтеза фосфолипидов компенсируется только гликолипидами, в то время как интенсивность образования бетаиновых липидов остается без изменений (Guschina et al., 2003). Остается неясным, действительно ли имеются принципиальные различия в компенсаторных реакциях свободноживущих и симбиотических видов зеленых водорослей? Не исключено, что индукция синтеза бетаиновых липидов в ответ на недостаток фосфора характерна и для симбионтов, однако этот компенсаторный путь запускается только в определенных условиях и на определенной фазе развития водорослей.

Целью настоящего исследования было выявить возможные способы адаптации к дефициту фосфора на уровне мембранных липидов у свободноживущего и симбиотических видов зеленых водорослей рода *Pseudococcomyxa*, находящихся на стационарной фазе роста.

Материал и методика

В качестве объектов исследования были взяты штаммы одноклеточных зеленых водорослей: свободноживущего вида *Coccomyxa chodatii* (CALU, 1028), а также двух симбиотических видов — *C. variolosae* Jaag (SAG, 216-6) (фотобионт лишайника *Peltigera leucophlebia* (Nyl.) Gyeln.) и *C. mucigena* Jaag (SAG, 216-4) (фотобионт лишайника *Peltigera aphthosa* (L.) Willd.). Согласно современным представлениям, данные виды относятся к роду *Pseudococcomyxa* (Kostikov et al., 2002). Культуры водорослей выращивали на минеральной среде Болда при 8 °С и постоянном освещении. Дефицит фосфора создавали путем полного исключения из среды фосфорсодержащих солей. Исследования проводили на стационарной фазе роста культуры.

Интенсивность ростовых процессов определяли по изменению количества клеток (для подсчета клеток использовали камеру Горяева) и оптической плотности водорослевой суспензии при длине волны 678 нм.

Липиды экстрагировали с помощью изопропанола и хлороформа по методу B. Nichols (1963). Анализ индивидуальных липидов проводили с помощью двумерной ВЭТСХ на пластинах 10 × 10 см (Merck, Германия) в системе растворителей: хлороформ/метанол/вода (65 : 25 : 4, по объему) — первое направление и хлороформ/ацетон/метанол/уксусная кислота/вода (50 : 20 : 10 : 10 : 5, по объему) — второе направление (Benning et al., 1995). Липиды обнаруживали, опрыскивая пластины раствором 10%-й серной кислоты в этаноле с последующим сжиганием или в парах иода. Количество липидов определяли на денситометре Денскан (Ленхром, Россия). Для построения калибровочных кривых использовали фосфатидилхолин (Sigma, Германия) и выделенный из пшеничной муки моногалактозилдиацилглицерин.

Жирнокислотный состав индивидуальных глицеролипидов определяли после их гидролиза с 2.5%-й H_2SO_4 в метаноле при 70 °С в течение 2 ч (Conconi et al., 1996). Полученные метиловые эфиры ЖК анализировали методом ГЖХ на хроматографе Кристалл 5000.1 (Россия) с использованием капиллярной колонки НР-23 (30 м × 0.32 мм × 0.25 мкм) при программировании изменений температуры термостата от 170 до 220 °С. Температура испарителя 250 °С, температура детектора — 230 °С. Газ-носитель — азот. Сравнительную идентификацию соединений в пробах проводили с помощью арифметических индексов удерживания. В качестве свидетелей использовали метиловые эфиры 16 : 0, 18 : 0, 18 : 1, 18 : 2, 18 : 3 и 20 : 4 (Nu-chek prep, США), 20 : 5 (Supelco, США), 22 : 6 (Sigma, Германия), а также смесь метиловых эфиров бактериальных ЖК (Supelco, США), включающую помимо обычных короткоцепочечные кислоты.

Данные, полученные после статистической обработки 2—3 независимых биологических повторностей, представлены в виде $M \pm m_M$, где M — средняя арифметическая, m_M — ошибка средней арифметической. Достоверность различий между содержанием липидов водорослей, выращенных на полной питательной среде и в условиях дефицита фосфора, оценивали с помощью критерия Стьюдента при доверительном уровне $P_1 = 0.95$.

Результаты и обсуждение

В составе исследуемых образцов водорослей были обнаружены представители основных классов глицеролипидов, в том числе фосфолипиды, гликолипиды и липиды бетаинового типа.

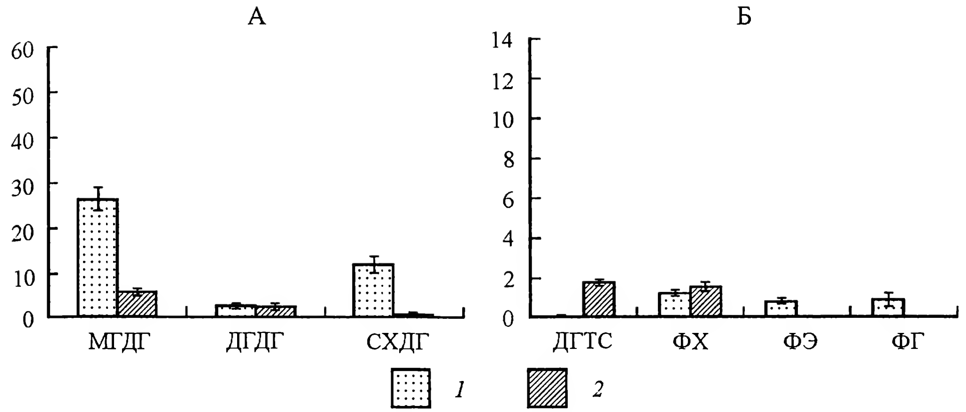


Рис. 1. Содержание глицеролипидов в мембранах свободноживущей зеленой водоросли *Pseudococcomyxa chodatii*, выращенной на полной питательной среде и в условиях дефицита фосфора.

По оси ординат — содержание липидов, мг/г сух. массы. *1* — контроль, *2* — дефицит фосфора. А — гликолипиды, Б — фосфо- и бетаиновые липиды. МГДГ — моногалактозилдиацилглицерины, ДГДГ — дигалактозилдиацилглицерины, СХДГ — сульфохиновозилдиацилглицерины, ДГТС — диацилглицерилтриметилгомосерины, ФХ — фосфатадилхолины, ФЭ — фосфатидилэтаноламины, ФГ — фосфатидилглицерины.

Фракция гликолипидов была представлена моногалактозилдиацилглицеринами (МГДГ), ДГДГ и СХДГ. В составе фосфолипидов были выявлены фосфатадилхолины (ФХ), фосфатидилэтаноламины (ФЭ), фосфатидилинозиты (ФИ), фосфатидилглицерины (ФГ) и фосфатидные кислоты (ФК). Среди бетаиновых липидов обнаружены диацилглицерилтриметилгомосерины (ДГТС).

Основными компонентами мембран свободноживущей *P. chodatii*, выращенной на полной питательной среде, были МГДГ (59 % от суммы мембранных глицеролипидов) и СХДГ (29 %) (рис. 1). Относительное содержание ДГДГ не превышало 6 %. Среди фосфолипидов доминировали ФХ (3 %), за которыми следовали ФЭ и ФГ, в следовых количествах присутствовали ФИ и ФК. Липиды бетаинового типа также являлись минорным компонентом мембранных структур *P. chodatii*. Помимо указанных глицеролипидов в клетках этой водоросли были обнаружены соединения, относящиеся к классу сфинголипидов. Данные вещества (их точная структура пока не установлена) составляли значительную часть мембранных липидов и по количеству были сопоставимы с СХДГ.

В контрольных образцах симбиотических водорослей *P. variolosae* и *P. mucigena* помимо МГДГ (45 и 39 % соответственно) важную роль в сложении мембранных структур играли ДГДГ (26 и 34 %) (рис. 2). В меньшем количестве присутствовали СХДГ. По соотношению фосфолипидов фотобионты мало отличались от свободноживущей *P. chodatii*. Во всех случаях преобладали ФХ, за которыми следовали ФГ и ФЭ. В отличие от свободноживущего вида немалую часть мембранных глицеролипидов (около 5 %) составляли бетаиновые липиды.

Симбиотические водоросли отличались от свободноживущей *P. chodatii* и по абсолютному содержанию липидов. В частности, они имели значительно более высокую концентрацию МГДГ, ДГДГ, ФХ и ДГТС.

Дефицит фосфора в среде привел к снижению абсолютного содержания большинства мембранных липидов и изменению их соотношения. У свободноживущего вида количество МГДГ уменьшилось в 4 раза, СХДГ — в 12 раз. Полностью редуцировались ФЭ и ФГ. При этом недостаток фосфора вызвал существенное увеличение концентрации ДГТС, которые в контроле были обнаружены лишь в следо-

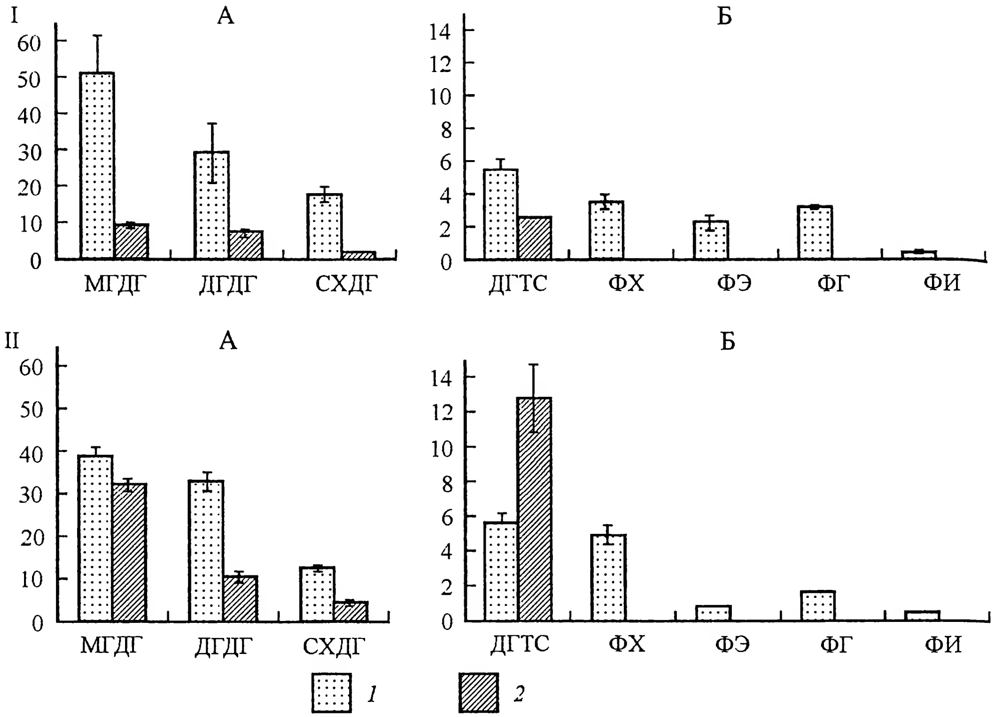


Рис. 2. Содержание глицеролипидов в мембранах симбиотических зеленых водорослей *Pseudococcomyxa variolosae* (I) и *P. mucigena* (II), выращенных на полной питательной среде и в условиях дефицита фосфора.

По оси ординат — содержание липидов, мг/г сух. массы. *1* — контроль, *2* — дефицит фосфора. А — гликолипиды, Б — фосфо- и бетаиновые липиды. ФИ — фосфатидилинозиты. Остальные обозначения, как на рис. 1.

вых количествах. Особо следует отметить, что содержание ДГДГ и ФХ у *P. chodatii* не изменилось.

У симбиотических видов также снизилось количество основных глицеролипидов в условиях дефицита фосфора. При этом у *P. variolosae* редукция мембранных липидов оказалась более значительной. Количество ДГДГ и СХДГ в ее клетках снизилось в 4 и 11 раз соответственно. Для сравнения, у *P. mucigena* выявлено трехкратное снижение концентрации этих липидов. Количество МГДГ заметно снизилось только у *P. variolosae*. Изменения в содержании бетаиновых липидов оказались противоположными: если у *P. mucigena* недостаток фосфора вызвал двукратное увеличение ДГТС, то у *P. variolosae* содержание этого липида уменьшилось.

В последнее время во многих работах, посвященных влиянию дефицита фосфора на мембранные липиды, приводятся сведения о полной или частичной редукции фосфолипидов, в том числе и ФХ (Benning et al., 1995; Andersson et al., 2003; Guschina et al., 2003). Наши исследования, касающиеся симбиотических водорослей, полностью подтверждают это положение. Однако при изучении свободноживущей *P. chodatii* мы обнаружили, что в условиях фосфорного голодания на фоне снижения концентрации ФЭ и ФГ содержание ФХ не изменяется. Подобная реакция была выявлена у *Arabidopsis thaliana* (Jouhet et al., 2003). По мнению авторов этой работы, недостаток фосфора может стимулировать синтез ФХ по так называемому альтернативному механизму, путем последовательного трехступенчатого метилирования ФЭ. При этом на фоне редукции предшественников, в том числе ФК, фосфатидилсеринов и ФЭ происходит аккумуляция ФХ, которые в дальнейшем при участии фосфолипазы С подвергаются гидролизу до диацилглицеридов (ДАГ). Образующиеся ДАГ расходуются на синтез гликолипидов, главным образом ДГДГ. Косвенным указанием на существование этого механизма у *P. chodatii* является сохранение исходного количества ДГДГ и увеличение их относительного содержания с 6 до 27 %. Для сравнения у *Arabidopsis thaliana* в условиях дефицита фосфора содержание ДГДГ выросло с 10 до 30 % (Jouhet et al., 2003).

Наряду с увеличением доли ДГДГ в клетках *P. chodatii* наблюдалось увеличение вклада бетаиновых липидов. Аналогичное изменение липидного профиля мембранных структур, сопровождающееся увеличением доли ДГДГ и ДГТС, обнаружено у другого вида свободноживущих зеленых водорослей — *Monodus subterraneus* (Khozin-Goldberg, Cohen, 2006).

Анализ относительного содержания индивидуальных липидов *P. variolosae* и *P. mucigena* показал, что в условиях дефицита фосфора также наблюдается изменение соотношения отдельных классов глико- и бетаиновых липидов. В мембранах *P. variolosae* доля ДГДГ увеличилась в 1.4 раза, в то время как относительное содержание МГДГ не изменилось. Влияние недостатка фосфора на мембраны *P. mucigena* оказалось иным. Произошло двукратное снижение доли ДГДГ на фоне увеличения относительного содержания МГДГ. Помимо гликолипидов изменилось и процентное содержание липидов бетаинового типа. В частности, у *P. variolosae* доля этих соединений увеличилась с 5 до 12 % , а у *P. mucigena* — с 6 до 21 %.

Наряду с содержанием индивидуальных липидов были исследованы входящие в их состав ЖК. У всех изученных видов водорослей были идентифицированы насыщенные 12 : 0, 14 : 0, 16 : 0, 18 : 0, 20 : 0, 22 : 0 и ненасыщенные кислоты, в том числе моноеновые 14 : 1, 16 : 1, 18 : 1 и полиеновые 16 : 2, 16 : 3, 18 : 2, 18 : 3, 18 : 4, 20 : 4, 20 : 5. Следует отметить, что выращенные на полной питательной среде водоросли существенно отличались по процентному содержанию отдельных кислот. Так, индивидуальные гликолипиды и ДГТС свободноживущей *P. chodatii* имели сходный жирнокислотный состав (табл. 1). Во всех случаях доминировали пальмитиновая (16 : 0) и олеиновая (18 : 1) кислоты. Индивидуальные липиды симбиоти-

ТАБЛИЦА 1

Содержание основных жирных кислот (% от суммы) индивидуальных липидов свободноживущей зеленой водоросли *Pseudococcomyxa chodatii*, выращенной на полной питательной среде и в условиях дефицита фосфора

Жирные кислоты	Индивидуальные липиды						
	МГДГ		ДГДГ		СХДГ		ДГТС
	P^+	P^-	P^+	P^-	P^+	P^-	P^-
16 : 0	27.6 ± 1.2	15.3 ± 5.6	28.6 ± 1.2	28.5 ± 2.6	38.9 ± 1.5	34.2 ± 3.3	36.6 ± 3.9
16 : 1	9.2 ± 1.8	1.1 ± 0.8	13.7 ± 3.0	12.1 ± 0.3	9.8 ± 0.6	10.7 ± 0.2	9.7 ± 1.9
16 : 2	—	—	—	—	—	—	—
16 : 3	4.4 ± 1.2	1.8 ± 0.7	—	—	3.8 ± 0.4	2.7 ± 0.6	5.9 ± 0.4
18 : 0	9.5 ± 1.2	8.0 ± 0.8	8.7 ± 0.4	12.4 ± 0.8	7.4 ± 1.0	10.7 ± 1.0	9.4 ± 0.8
18 : 1	17.1 ± 2.0	47.6 ± 2.6	20.4 ± 0.7	17.8 ± 1.0	13.6 ± 1.3	12.3 ± 0.5	13.7 ± 0.9
18 : 2	6.5 ± 0.9	13.6 ± 2.6	6.2 ± 1.3	5.0 ± 0.4	5.4 ± 0.7	8.6 ± 0.8	8.9 ± 0.0
18 : 3	6.7 ± 1.4	5.5 ± 0.4	5.7 ± 2.0	2.6 ± 0.1	5.8 ± 1.2	3.2 ± 0.7	3.2 ± 0.7
20 : 4	6.8 ± 0.6	4.9 ± 1.7	4.9 ± 0.6	5.9 ± 0.8	4.6 ± 1.2	—	5.8 ± 0.1

Примечание. Здесь и в табл. 2, 3: МГДГ — моногалактозилдиацилглицерины, ДГДГ — диагалактозилдиацилглицерины, СХДГ — сульфохиновозилдиацилглицерины, ДГТС — диацилглицерилтриметилгомосерины.

ТАБЛИЦА 2

Содержание основных жирных кислот (% от суммы) индивидуальных липидов симбиотической зеленой водоросли *Pseudococcomyxa variolosae*, выращенной на полной питательной среде и в условиях дефицита фосфора

Жирные кислоты	Индивидуальные липиды							
	МГДГ		ДГДГ		СХДГ		ДГТС	
	P^+	P^-	P^+	P^-	P^+	P^-	P^+	P^-
16 : 0	7.0 ± 0.7	21.8 ± 1.7	40.9 ± 1.1	30.5 ± 1.1	39.4 ± 1.5	36.2 ± 1.0	22.8 ± 1.2	37.9 ± 2.0
16 : 1	8.6 ± 0.1	8.1 ± 0.5	7.4 ± 0.6	8.7 ± 0.4	5.7 ± 0.8	10.2 ± 1.8	8.7 ± 0.3	11.5 ± 0.6
16 : 2	6.3 ± 0.2	—	2.1 ± 0.5	—	—	—	—	—
16 : 3	23.2 ± 0.6	6.5 ± 0.4	5.3 ± 1.1	5.9 ± 2.4	1.8 ± 0.6	3.8 ± 0.4	1.2 ± 0.0	3.3 ± 0.6
18 : 0	2.3 ± 0.5	9.8 ± 1.0	5.9 ± 0.5	7.4 ± 2.3	4.2 ± 0.4	10.6 ± 0.8	7.6 ± 1.3	10.1 ± 1.5
18 : 1	4.9 ± 0.3	15.0 ± 1.6	10.4 ± 1.2	18.4 ± 1.8	13.2 ± 0.1	20.1 ± 3.5	12.2 ± 0.1	19.5 ± 3.4
18 : 2	9.2 ± 0.5	7.4 ± 0.6	10.1 ± 0.3	11.2 ± 0.4	7.5 ± 0.2	7.4 ± 1.7	4.6 ± 0.6	6.9 ± 0.6
18 : 3	34.8 ± 0.4	9.7 ± 1.2	10.9 ± 0.8	4.0 ± 0.9	10.1 ± 1.0	2.1 ± 0.3	4.9 ± 0.9	3.9 ± 0.9
20 : 4	1.6 ± 0.2	4.9 ± 0.7	2.7 ± 0.4	6.3 ± 0.3	4.9 ± 1.0	3.9 ± 0.3	7.3 ± 0.9	7.2 ± 0.9

ческих видов водорослей оказались более гетерогенными. Во фракции МГДГ *P. variolosae* преобладали 16 : 3 и 18 : 3 кислоты (табл. 2). У *P. mucigena* этот класс липидов был обогащен не только триеновыми, но и диеновыми кислотами (табл. 3). Фракции ДГДГ и СХДГ отличались значительно меньшим содержанием полиненасыщенных кислот С-16 ряда и линоленовой кислоты (18 : 3).

Различия, обнаруженные в составе ЖК гликолипидов свободноживущей и симбиотических водорослей, могут быть связаны с особенностями их биосинтеза. Согласно литературным данным, гликолипиды различных видов высших растений и водорослей могут синтезироваться тремя путями (Härtel et al., 2000; Jouhet et al., 2003, 2004). Один из них (прокариотический путь синтеза) протекает исключительно в хлоропластах. Предшественниками гликолипидов, образующихся по этому пути, являются ДАГ, этерифицированные 18 : 0 кислотой в положении *sn*-1 и 16 : 0 кислотой в положении *sn*-2. Дальнейший процесс биосинтеза включает присоединение к ДАГ молекул галактозы и последующую десатурацию. В результате образуются молекулярные виды 18/16, обогащенные 16 : 3 и 18 : 3 кислотами.

ТАБЛИЦА 3

Содержание основных жирных кислот (% от суммы) индивидуальных липидов симбиотической зеленой водоросли *Pseudococcomyxa mucigena*, выращенной на полной питательной среде и в условиях дефицита фосфора

Жирные кислоты	Индивидуальные липиды							
	МГДГ		ДГДГ		СХДГ		ДГТС	
	P^+	P^-	P^+	P^-	P^+	P^-	P^+	P^-
16 : 0	9.8 ± 0.8	11.9 ± 1.7	31.3 ± 0.4	27.1 ± 2.3	45.4 ± 2.5	43.1 ± 1.7	39.8 ± 2.7	30.3 ± 0.8
16 : 1	5.0 ± 0.2	5.0 ± 0.8	6.4 ± 0.3	5.7 ± 1.0	7.9 ± 0.5	7.9 ± 0.6	10.8 ± 1.9	9.6 ± 0.4
16 : 2	12 ± 0.8	7.1 ± 0.9	2.5 ± 0.1	2.3 ± 0.2	—	—	1.1 ± 0.1	0.7 ± 0.1
16 : 3	13.4 ± 0.9	18.9 ± 0.7	1.5 ± 0.1	4.8 ± 0.3	—	—	3.2 ± 0.1	1.5 ± 0.1
18 : 0	2.6 ± 0.4	3.8 ± 0.4	3.4 ± 0.0	4.0 ± 0.5	5.9 ± 0.3	5.9 ± 0.4	6.9 ± 0.3	6.4 ± 0.4
18 : 1	6.3 ± 0.8	6.45 ± 0.4	13.2 ± 0.1	10.9 ± 0.9	11.4 ± 2.1	14.7 ± 3.1	12.6 ± 1.4	8.4 ± 0.3
18 : 2	18.3 ± 0.2	10.8 ± 0.5	11.9 ± 1.1	12.5 ± 2.4	14.2 ± 3.1	13.2 ± 0.9	12.6 ± 1.0	21.4 ± 1.5
18 : 3	25.9 ± 0.9	29.1 ± 2.3	16.4 ± 0.4	19.8 ± 0.6	11.7 ± 3.9	12.1 ± 0.9	3.9 ± 0.4	8.5 ± 1.6
20 : 4	2.7 ± 0.6	2.3 ± 0.2	0.6 ± 0.0	1.8 ± 0.1	1.6 ± 0.2	1.85 ± 0.1	3.1 ± 0.4	2.2 ± 0.2

Другой путь синтеза (эукариотический) ограничен мембранами ЭПР. Предшественниками гликолипидов, образующихся по этому пути, служат ДАГ, этерифицированные преимущественно 16 : 0 (16 : 1) кислотами в положении *sn*-1 и 18 : 0 (18 : 1, 18 : 2, 18 : 3) в положении *sn*-2. После присоединения молекул галактозы образуются гликолипиды, жирнокислотная часть которых практически не претерпевает дальнейших модификаций. Продуктами этого пути синтеза гликолипидов являются молекулярные виды 16/18, обогащенные 16 : 0, 18 : 1, 18 : 2 и 18 : 3 кислотами. Третий путь синтеза гликолипидов включает реакции, протекающие в разных клеточных компартментах. ДАГ, образованные в ЭПР путем гидролиза триглицеридов, ФХ или ДГТС, транспортируются в хлоропласт, где происходят завершающие этапы синтеза, сопряженные с присоединением галактозы и десатурацией (Khozin-Goldberg et al., 2005). Конечными продуктами этого пути синтеза являются 16/18, 18/18 и 20/18 гликолипиды, содержащие значительное количество 18 : 1 и 18 : 2 кислот.

Учитывая, что жирнокислотный состав гликолипидов связан с их «происхождением», можно предположить, что у свободноживущей водоросли *P. chodatii* синтез этих соединений сопряжен преимущественно с мембранами ЭПР. Об этом свидетельствуют низкое относительное содержание 16 : 3 и 18 : 3 кислот, значительное количество 16 : 0 и высокое для гликолипидов содержание 20 : 4 кислот. У симбиотических видов, напротив, преобладающими являются реакции, протекающие в хлоропластах. На это указывает значительный вклад 16 : 3 и 18 : 3 кислот.

Дефицит фосфора по-разному повлиял на жирнокислотный состав гликолипидов водорослей. У свободноживущей *P. chodatii* статистически значимые изменения выявлены только во фракции МГДГ, где произошло снижение относительного содержания кислот С-16 ряда, в том числе 16 : 0, 16 : 1 и 16 : 3. Эти данные, а также результаты исследований индивидуальных липидов (сохранение исходного содержания ФХ и ДГДГ, резкое увеличение концентрации ДГТС) свидетельствуют об усилении синтеза липидов по эукариотическому пути.

Совершенно иным оказалось действие длительного фосфорного голодания на состав жирных кислот симбиотических видов *Pseudococcomyxa*. Основные изменения произошли не в соотношении кислот С-16 и С-18 рядов, как в случае свободноживущей *P. chodatii*, а в пропорции насыщенных и ненасыщенных компонентов. При этом в гликолипидах *P. variolosae* процентное содержание полиненасыщенных кислот 16 : 2, 16 : 3 и 18 : 3 значительно снизилось. У *P. mucigena*, напротив, дефицит фосфора вызвал увеличение относительного содержания триеновых кислот, в том числе 16 : 3 во фракции МГДГ и 16 : 3, 18 : 3 во фракции ДГДГ. Увеличение степени ненасыщенности (за счет 18 : 2 и 18 : 3 кислот) зарегистрировано и в составе ЖК бетаиновых липидов. Таким образом, для *P. mucigena* характерно длительное поддержание или даже усиление активности десатураз, локализованных как в хлоропласте (на это указывают данные по МГДГ), так и в ЭПР (об этом свидетельствуют результаты жирнокислотного анализа ДГТС). У *P. variolosae* недостаток фосфора приводит к снижению активности этих ферментов.

В ходе проведенного исследования показано, что в условиях длительного фосфорного голодания у симбиотических зеленых водорослей, как и у свободноживущего вида, компенсаторное замещение редуцированных фосфолипидов может осуществляться двумя способами: 1) за счет поддержания определенного уровня гликолипидов, 2) путем увеличения или сохранения необходимого количества липидов бетаинового типа. При этом у симбиотических видов замещение фосфолипидов бетаиновыми является, по-видимому, «крайней мерой» и происходит только в условиях продолжительного фосфорного голодания при полном исключении данного элемента из питательной среды. Помимо качественных и количественных изменений в содержании липидов особенности симбиотических зеленых водорослей проявились и на уровне жирнокислотного состава. В процессе роста на бесфосфорной среде их гликолипиды сохраняли достаточно высокий процент кислот С-16 ряда, в том числе полиненасыщенных. Поскольку гликолипиды, этерифицированные 16 : 3 кислотами, образуются в хлоропластах, есть все основания полагать, что у симбиотических видов *P. mucigena* и *P. variolosae* роль этих клеточных компартментов в адаптации к дефициту фосфора имеет более существенное значение, чем у *P. chodatii.* У свободноживущего вида рост в условиях длительного фосфорного голодания сопряжен с усилением «эукариотических» путей синтеза липидов.

Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность В. М. Андреевой (Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН) и И. Ю. Костикову (Киевский национальный университет им. Тараса Шевченко) за уточнение видовой принадлежности использованных в работе штаммов водорослей.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-48385).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Andersson M., Stridh M., Larsson K. et al. Phosphate-deficient oat replaces a major portion of the plasma membrane with the galactolipid digalactosyldiacilglycerol // FEBS Letters. 2003. Vol. 537. P. 128—132.

Benning C., Beatty J., Prince R., Somerville C. The sulpholipid sulfoquinovosyldiacylglycerol is not required for photosynthetic electron transport in *Rhodobacter sphaeroides* but enhances growth under phosphate limitation // PNAS. 1993. Vol. 90. P. 1561—1565.

Benning C., Huang Z. H., Gage D. A. Accumulation of a novel glycolipid and a betaine lipid in cell of *Rhodobacter sphaeroides* grown under phosphate limitation // Arch. Biochem. Biophys. 1995. Vol. 317. P. 103—111.

Conconi A., Miquel M., Browse J. A., Ryan C. A. Intracellular levels of free linolenic and linoleic acids increase in tomato leaves in response to wounding // Plant Physiol. 1996. Vol. 111. P. 797—803.

Dembitsky V. Betaine ether-linked glycerolipids: chemistry and biology // Prog. lipid res. 1996. Vol. 35. N 1. P. 1—51.

Guschina I., Dobson G., Harwood J. Lipid metabolism in cultured lichen photobiont with different phosphorus status // Phytochemistry. 2003. Vol. 64. P. 209—217.

Härtel H., Dörmann P., Benning C. DGD1-independent biosynthesis of extraplastidic galactolipid after phosphate deprivation // PNAS. 2000. Vol. 97. N 19. P. 10 649—10 654.

Jouhet J., Marechal E., Baldan B. et al. Phosphate deprivation induces transfer of DGDG galactolipid from chloroplast to mitochondria // JCB. 2004. Vol. 167. N 5. P. 863—874.

Jouhet J., Marechal E., Bligny R. et al. Transient increase of phosphotidylcholine in plant cells in response to phosphate deprivation // FEBS Letters. 2003. Vol. 544. N 1—3. P. 63—68.

Khozin-Goldberg I., Cohen Z. Mobilization of arachidonyl moieties from triacylglycerols into chloroplastic lipids following recovery from nitrogen starvation of the microalga *Parietochlori incise* // Biochim. Biophis. Acta. 2005. Vol. 1738. P. 63—71.

Khozin-Goldberg I., Cohen Z. The effect of phosphate starvation on the lipid and fatty acid composition of the fresh water eustigmatophyte *Monodus subterraneus* // Phytochemistry. 2006. Vol. 67. N 7. P. 696—701.

Kostikov I., Darienko T., Hoffmann L. Taxonomic revision of the genus Pseudococcomyxa, with comments on the genus *Coccomyxa* // Abstr. Intern. Symp. «Biology and Taxonomy of Green Algae IV». Smolenice, 2002. P. 47

Nichols B. Separation of the lipids of photosynthetic tissues: improvements in analysys by thin-layer chromatography // Biochim. Biophis. Acta. 1963. Vol. 70. P. 417—425.

Regnault A., Chervin D., Piton F. et al. Lipid composition of *Euglena gracilis* in relation to carbon-nitrogen balance // Phytochemistry. 1995. Vol. 40. N 3. P. 725—733.

Yu B., Xu C., Benning C. Arabidopsis disrupter in SQD2 encoding sulfolipid synthase is impaired in phosphate-limited growth // PNAS. 2002. Vol. 99. P. 5732—5737.

SUMMARY

Membrane glycerolipid composition of algal species of the genus *Pseudococcomyxa* including free living species *P. chodatii*, as well as symbiotic species *P. variolosae* (photobiont of the lichen *Peltigera leucophlebia*) and *P. mucigena* (photobiont of *Peltigera aphtosae*) grown in Bold's medium with Pi (control) or without Pi were analyzed and compared. In was shown that the amounts of the most of membrane lipids, especially that of phospholipids, are drastically decreased under phosphorus limitation. In these conditions, the membrane lipid composition is modified. Particularly, the relative amount of glycolipids and betaine lipids is extensively increased along with phospholipid reduction.

УДК 575:582 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 1

© С. Б. Гончарова,[1] А. А. Гончаров,[2] Р. Стефенсон[3]

АНАЛИЗ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ В СЕМЕЙСТВЕ *CRASSULACEAE* НА ОСНОВАНИИ СРАВНЕНИЯ НУКЛЕОТИДНЫХ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ ITS РЕГИОНА ЯДЕРНОЙ рДНК

S. B. GONTCHAROVA, A. A. GONTCHAROV, R. STEPHENSON.
ANALYSIS OF PHYLOGENETIC RELATIONSHIPS IN THE FAMILY *CRASSULACEAE*
BASED ON COMPARISONS OF ITS REGION OF NUCLEAR rDNA

[1] Ботанический сад-институт ДВО РАН
690024 Владивосток, ул. Маковского, 142
Факс: (4232) 388-041
E-mail: svgontch@bgi.dvo.ru
[2] Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, 159
Факс (4232) 310-193
E-mail: gontcharov@ibss.dvo.ru
[3] Percy Gardens 8, Choppington, Northumberland, NE62 5YH, England
Факс (+44) 01670-817901
E-mail: ray@sedumray.ndo.co.uk

Поступила в редакцию 04.10.2006

Приведены результаты реконструкции филогенетических взаимоотношений в сем. *Crassulaceae* на основании анализа нуклеотидных последовательностей ITS региона рДНК 158 видов. При построении филогенетических деревьев были использованы данные о вторичной структуре спейсеров, сложные эволюционные модели и методы максимального правдоподобия, объединения соседей и Бейеса. Первая филогения семейства, основанная на ядерном геноме, подтвердила наличие существенных противоречий между традиционной системой толстянковых (Berger, 1930), базирующейся на фенотипических признаках и биогеографических данных, и родственными отношениями в группе. Установлено, что семейство слагается 8 устойчивыми кладами, из которых только одна («*Crassula*») соответствует подсемейству, 4 («*Acre*», «*Aeonium*», «*Sempervivum*» и «*Kalanchoe*») объединяют представителей нескольких подсемейств, а еще 3 («*Rhodiola*», «*Hylotelephium*» и *Umbilicus*), напротив, не проявляют ожидаемой близости.

Ключевые слова: *Crassulaceae*, ITS рДНК, филогения.

Обработка сем. *Crassulaceae*, сделанная A. Berger (1930) для второго издания «Die natürlichen Pflanzenfamilien», на протяжении полувека была наиболее авторитетной на внутрисемейственном и родовом уровне (Ham, 1995; Hart, Eggli, 1995). В соответствии со взглядами Berger семейство содержало 6 подсемейств, 33 рода и около 1400 видов. Подсемейства были сгруппированы по три в 2 группы: Crassula-линия (*Crassuloideae*, *Kalanchoideae*, *Cotyledonoideae*), которая включала таксоны из Южного полушария, и Sedum-линия (*Sempervivoideae*, *Sedoideae*, *Echeveroideae*) — из Северного. Каждое подсемейство содержало один из крупных родов (*Crassula* L., *Kalanchoe* Adanson, *Cotyledon* L., *Sempervivum* L., *Sedum* L. и *Echeveria*

DC.), по имени которого и было названо. При разграничении подсемейств наибольшее значение придавалось признакам числа и расположения частей цветка, степени сростнолепестности и филотаксису. Например, подсем. *Crassuloideae* включало виды с гаплостемонным андроцеем и несросшимися лепестками чашечки, *Kalanchoideae* — с четырехчленными цветками, диплостемонным андроцеем и сросшимися лепестками. Внутри Sedum-линии подсем. *Sempervivoideae* характеризовалось полимерными цветками со свободными лепестками и розеточным габитусом, *Echeveroideae* — пятимерными цветками с частично или полностью сросшимися лепестками (Eggli, 1988; Mort et al., 2001). Подсем. *Sedoideae* же, по меткому замечанию C. H. Uhl (1963), явилось «catch-all» таксоном, в который были собраны все роды, не укладывающиеся в приведенные выше характеристики, а в род *Sedum* — все виды, не укладывающиеся в диагнозы других родов, это и определило все последующие проблемы как подсемейства, так и рода.

Как правило, попытки пересмотреть структуру семейства сводились к сокращению числа подсемейств. А. Л. Тахтаджян (1987) разделил сем. *Crassulaceae* на 4 подсемейства: *Sedoideae* (включающее *Sempervivoideae*), *Kalanchoideae* (включающее *Cotyledonoideae*), *Echeveroideae* и *Crassuloideae*, а позже (Takhtajan, 1997) — на 3 (*Crassuloideae*, *Kalanchoideae* и *Sedoideae*). R. Thorn (1992, 2000) также сначала сократил число подсемейств до 3: *Sedoideae* (включающее *Sempervivoideae* и *Echeveroideae)*, *Cotyledonoideae* (включающее *Kalanchoideae*) и *Crassuloideae* (Thorn, 1992), а затем до 2: *Crassuloideae* и *Sempervivoideae* (по праву приоритета над *Sedoideae*) (Thorn, 2000), однако эти построения не нашли широкого признания у систематиков.

Начиная с работ R. van Ham и H. ’t Hart началась эпоха молекулярно-филогенетического подхода в таксономии *Crassulaceae*. Van Ham (1995) на основании результатов рестриктного анализа ДНК хлоропластов 44 видов из 19 родов выделил 7 монофилетических групп в составе семейства (рис. 1).

1. Crassula-клада с высокой достоверностью включает только членов подсем. *Crassuloideae* (в понимании A. Berger), характеризующихся гаплостемонными цветками, что очень редко среди членов других 6 клад. Базальная дихотомия между Crassula-кладой и остальной частью семейства отличается наибольшей дивергенцией последовательностей (около 7.3 %).

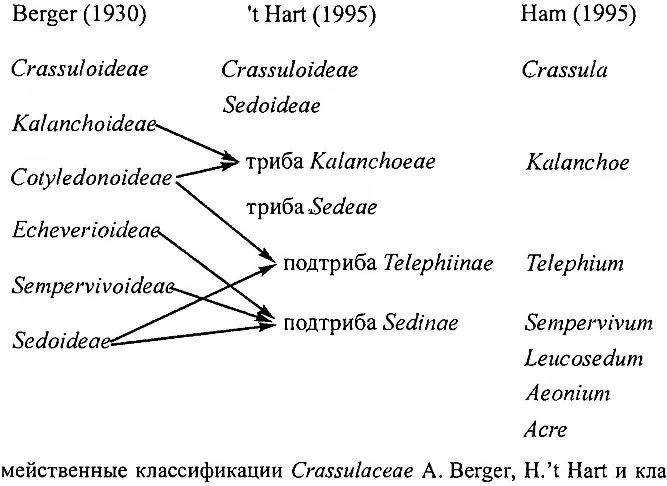


Рис. 1. Внутрисемейственные классификации *Crassulaceae* A. Berger, H.’t Hart и клады, установленные в семействе R. C. H. J. van Ham (по: Mayzumi, Ohba, 2004, с изменениями).

2. Устойчивая Kalanchoe-клада, представленная видами из подсем. *Kalanchoideae* и южноафриканскими родами *Cotyledonoideae* (в понимании A. Berger).

3. Telephium-клада включает род *Umbilicus* DC. подсем. *Cotyledonoideae*, роды *Rhodiola* L., *Hylotelephium* Ohba и некоторых представителей *Sedum* s. l. (*Phedimus* Rafinesque, *Aizopsis* Grulich) подсем. *Sedoideae*. Эта группа весьма разнородна и имеет низкую (<50 %) статистическую поддержку, она объединяет виды из Северного полушария, характеризующиеся «плоскими листьями с зубчатым краем».

4. Sempervivum-клада включает одноименный род из подсем. *Sempervivoideae* (в понимании Berger) и некоторых представителей *Sedum* s. str.

5. Leucosedum-клада содержит группу *Sedum* s. str., некоторых представителей полифилетичного рода *Rosularia* (DC.) Stapf и два средиземноморских рода традиционного подсем. *Cotyledonoideae* — *Mucizonia* (DC.) Berger и *Pistorinia* DC.

6. Aeonium-клада, включающая макаронезийские *Sempervivoideae* и *Sedum* s. str.

7. Наиболее крупная и устойчивая Acre-клада объединяет американское подсем. *Echeverioideae* и *Sedum* s. str. Однако сам автор отмечал, что взаимоотношения в группе, включающей клады с 4 по 7, все же остаются нерешенными, и не исключал влияния «эффекта притяжения длинных ветвей» на подобное положение. Основной вывод, сделанный van Ham, говорит о том, что по крайней мере 4 из 6 подсемейств в понимании Berger — искусственные группы.

Классификация семейства, основанная главным образом на построениях van Ham и сравнении нуклеотидных последовательностей *trn*L-F межгенного спейсера 49 видов из 26 родов, была предложена 't Hart (1995) (рис. 1). Автор сократил число подсемейств до 2: *Crassuloideae* и *Sedoideae*. *Crassuloideae* в понимании H. 't Hart соответствует традиционному, а *Sedoideae* включает оставшиеся пять подсемейств в понимании A. Berger. Как и в филогении van Ham, четко выражено базальное разделение между преимущественно африканским подсем. *Crassuloideae* и остальными *Crassulaceae*, не имеющими единой уникальной комбинации признаков. *Sedoideae*, в свою очередь, разделено на 2 трибы: африканскую *Kalanchoeae* (в целом соответствует Kalanchoe-кладе, выделенной van Ham) и *Sedeae*, приуроченную к Северному полушарию. 't Hart отмечал, что высокая статистическая поддержка и уникальный набор фенотипических признаков подтверждают естественность трибы *Kalanchoeae*. Триба *Sedeae* содержит подтрибы: *Telephiinae* и *Sedinae* — в первую входят роды, преимущественно восточноазиатского распространения и, вероятно, происхождения, во вторую — роды, более широко распространенные в Северном полушарии. *Sedinae* включает в себя около половины всех родов и видов *Crassulaceae* и, как и в системе A. Berger, является сборным таксоном, в который вошли роды, не укладывающиеся в диагнозы других внутрисемейственных таксонов. Попытки 't Hart определить уникальные для подтрибы фенотипические признаки не увенчались успехом. Хотя, по мнению автора, подтриба *Telephiinae* четко характеризуется набором синапоморфных признаков (пятичленными цветками с обдиплостемонным андроцеем и свободными лепестками и т. д.), как в работах самих авторов, так и в более поздних молекулярно-филогенетических исследованиях монофилетичность этого таксона не была подтверждена, его клада не являлась статистически значимой и демонстрировала близость к Kalanchoe-кладе (Ham, 1995; Ham, Hart, 1998; Mort et al., 2001; Mayuzumi, Ohba, 2004). Таким образом, многие вопросы филогении семейства так и остались не решенными (например, полифилетичность рода *Sedum* s. l.), а кроме того, проявились существенные противоречия морфологических и молекулярно-филогенетических данных, что породило новые проблемы для систематики толстянковых. Так, большинство триб, выделенных 't Hart (1995), весьма гетерогенны с точки зрения морфологии слагающих их родов, и для них практически невозможно найти диагностические признаки. Кроме того, результаты молекулярно-филогенетических анализов поставили под сомнение естественность некоторых родов, выделенных ранее из состава *Sedum* и считавшихся вполне естественными: *Hylotelephum*, *Orostachys*, *Rhodiola* и *Pseudosedum*.

Необходимо отметить, что большинство филогенетических построений в семействе основывалось на данных рестриктного анализа и сравнении нуклеотидных последовательностей ДНК хлоропластов, а данные по ядерному геному если и привлекались, то преимущественно для анализа взаимоотношений в пределах лишь некоторых родов или группы близких родов (Mort et al., 2002). Однако известно, что хлоропластный геном наследуется только по линии одного из родителей, что может существенно влиять на картину филогенетических отношений в группах, где гибридизация играет большую роль в эволюционных процессах. Именно таким таксоном является семейство толстянковых (Uhl, 1976, 1989, 1994; Spongberg, 1978). В связи с этим нами была предпринята попытка проанализировать филогенетические отношения в семействе и уточнить положение в нем некоторых восточноазиатских родов, используя маркер из ядерного генома [последовательности ITS региона рибосомной ДНК (ITS1, 5.8S и ITS2)] и расширенный набор данных.

Материалы и методика

Для целей исследования была создана матрица данных, включающая 56 вновь полученных и большинство из имеющихся в базе данных GenBank последовательностей представителей семейства (более 250). Образцы растений были получены из частной коллекции R. Stephensen (Англия).

Выделение, амплифицирование и секвенирование. Геномную ДНК выделяли из живых или сухих образцов с использованием QIAGEN DNeasy Plant Mini Kit (QIAGEN, Hilden, Germany), следуя инструкциям производителя. Участок рибосомного оперона, кодирующий 3′ конец 18S рДНК, внутренний транскрибируемый спейсер 1 (ITS1), 5.8S рДНК, ITS2 и 5′ конец 28S рДНК амплифицировали с помощью полимеризной цепной реакции (далее ПЦР), используя праймеры N-nc18S10 и C26A (Wen, Zimmer, 1996). Продукты ПЦР использовали для циклического секвенирования с набором BigDye v.3.1 (Applied Biosystems) и праймерами N18L18, N5.8S, ITS2, ITS4 (Wen, Zimmer, 1996). Определение нуклеотидных последовательностей обеих цепей ПЦР продуктов проводили на секвенаторе ABI PRIZM 310 (Applied Biosystems). Последовательности собирали, используя пакет программ Staden (Bonfield et al., 1995).

Выравнивание последовательностей и построение филогенетических деревьев. Нуклеотидные последовательности выравнивались вручную в программе SeaView (Galtier et al., 1996).

Филогенетические деревья строили с использованием методов максимального правдоподобия (Maximum Likelihood, далее ML) и объединения ближайших соседей (Neighborhood-Joining, далее NJ) в филогенетической программе PAUP 4.0b10 (Swofford, 2002), а также Бейесовского подхода (Bayesian Inference, далее BI) в программе MrBayes v3.0b3 (Huelsenbeck, Ronquist, 2001). Эволюционные модели для ML- и NJ-анализов выбирали в программе Modeltest 3.04 (Posada, Crandal, 1998). Дистанции для NJ-анализа рассчитывали через ML-оптимизацию. Для ML-анализа использовали эвристический поиск оптимальной топологии. При BI-анализе создавали 1 млн генераций цепей Маркова, отбирая пробы каждые 100 генераций, т. е. 10000 проб. Первые 500 проб (до выхода значений -lnL на плато) исключались из анализа как «burn-in». Устойчивость (статистическую поддержку) филогенетических деревьев в NJ-анализе оценивали методом бутстрепа (Felsenstein, 1985), используя 1000 бутстреп-реплик и определяя апостериорные вероятности (Posterior Probabilities, далее PP) в BI. Значения процента бутстрепа (Bootstrap Percentage, далее BP) менее 50 % и PP менее 0.90 не рассматривались и не указаны на рис. 1.

Приведен список последовательностей ITS рДНК толстянковых, использованных для построения филогенетического древа (представленного на рис. 4) с указанием номера из базы данных GenBank. Названия таксонов соответствует принятым в «Illustrated Handbook of Succulent Plants: *Crassulaceae*» (2005). В скобках указаны имена, приводимые в GenBank, но не принимаемые нами. Жирным шрифтом выделены виды, ITS-последовательности которых были определены в настоящем исследовании.

Adromischus alstonii (Schonland et Baker) C. A. Smith [AY692316]; *A. sphenophyllus* C. A. Smith [AY692318]; *Aeonium castello-paivae* Bolle [AY082127]; *Aeonium* (*Greenovia*) *diplocyclum* (Webb ex Bolle) Mes [AY082154]; *A. lindleyi* Webb et Berth. [AY082141]; *A. lindleyi* var. *viscatum* (Bolle) H.-Y. Liu [AY082154]; *Aichryson dumosum* (Lowe) Praeger [AY568349]; *A. pachycaulon* Bolle subsp. *praetermissum* Bramwell [AY568350]; *A. palmense* Webb ex Bolle [AY082104]; *A. punctatum* (Smith ex Link) Webb et Berthelot [AY082103]; *Aizopsis (Phedimus) aizoon* (L.) Grulich. [AB089767]; *A. hybridum* (L.) Grulich [AM039908]; *A. litoralis* (Kom.) S. Gontch. [AM039909]; *A. selskiana* (Regel et Maack) Grulich [AM039911]; *A. sikokiana* (Maxim.) Grulich [AB088613]; *Cotyledon adscendens* R. A. Dyer [AY596329]; *C. cuneata* Thunb. [AY596328]; *C. orbiculata* L. [AY596326]; *C. tomentosa* Harvey [AY692311]; *Crassula alata* A. Berger [AY787403]; *C. helmsii* A. Berger [AY787405]; *C. moschata* G. Forster [AY787408]; *C. orbicularis* L. [AY596321]; *C. peduncularis* (Smith) Meigen [AY787409]; *C. perfoliata* Thunb. var. *minor* (Haw.) Rowley [AY787410]; *C. sieberiana* Domin [AY787412]; *Cremnophila nutans* Rose [AY545680]; *Dudleya attenuata* (S. Wats.) Moran [AY545681]; *Echeveria coccinea* DC. [AY545682]; *E. colorata* Walther [AY545683]; *E. fulgens* Lem. [AY545684]; *Graptopetalum (Tacitus) bellum* (Moran et Meyran) D. R. Hunt [AY545718]; *G. filiferum* (S. Wats.) Whitehead [AY545694]; *G. grande* Alexander [AY545697]; *G. macdougallii* Alexander [AY545698]; *G. marginatum* Kimnach et Moran [AY545699]; *G. pachyphyllum* Rose [AY545701]; *G. paraguayense* (N. E. Brown) Walth. [AY545702]; *G. superbum* Kimnach [AY545708]; *Hylotelephium cauticola* (Praeger) H. Ohba [AB088566]; *H. cyaneum* (J. Rudolf) H. Ohba [AM039914]; *H. ewersii* (Ledeb.) H. Ohba [AB088570]; *H. pallescens* (Freyn) H. Ohba [AM039915]; *H. pluricaule* (Kudo) H. Ohba [AM039916]; *H. populifolium* (Pall.) H. Ohba [AB088571]; *H. pseudospectabile* (Praeger) S. H. Fu [AM039917]; *H. sieboldii* (Sweet. et Hook.) H. Ohba [AB088567]; *H. sordidum* (Maxim.) H. Ohba [AB088562]; *H. tatarinowii* (Maxim.) H. Ohba [AB088557]; *H. triphyllum* (Haw.) Holub [AM039918]; *H. ussuriense* (Kom.) H. Ohba [AM039919]; *H. viride* (Makino) H. Ohba [AB088569]; *H. viviparum* (Maxim.) H. Ohba [AM039920]; *Kalanchoe campanulata* (Baker) Baillon [AJ231309]; *K. daigremontiana* Hamet et Perrier [AJ231327]; *K. delagoensis* Ecklon et Zeyher [AJ231306]; *K. fedtschenkoi* Hamet et Perrier [AJ231329]; *K. miniata* Hilsenberg et Bojer ex Tulasne [AJ231324]; *K. streptantha* Baker [AJ231322]; *Meterostachys sikokiana* (Makino) Nakai [AB088579]; *Monanthes amydros* Svent. [AY082113]; *M. laxiflora* Bolle [AY082116]; *M. minima* Christ [AY082119]; *M. subcrassicaulis* (Kuntze) Praeger [AY082117]; *Orostachys aggregata* (Makino) Hara [AB088574]; *O. fimbriata* (Turcz.) Berger [AB088578]; *O. furusei* Ohwi [AM039921]; *O. malacophylla* [AM039924]; *O. maximowiczii* Byalt [AM039923]; *O. spinosa* (L.) Mey [AB088577]; ***O. thyrsiflora*** Fischer; *Pachyphytum glutinicaule* C. A. Moran [AY545710]; ***Phedimus obtusifolius*** (Meyer) ’t Hart; *P. stellatus* Rafin. [AM039926]; ***Prometheum aizoon* (Fenzl) ’t Hart;** *Pseudosedum longidentatum* Boriss. [AB088609]; *Rhodiola angusta* Nakai [AM039927]; *R. kirilowii* Regel ex Maxim. [AB088601]; ***R. pachyclados* (Aitchison et Hemsley) H. Ohba;** *R. rosea* L. [AB088599]; *R. yunnanensis* (Franch.) S. H. Fu [AY352896]; ***Rosularia serrata*** (L.) A. Berger; ***Sedum acre*** L.; ***S. album*** L.; *S. allantoides* Rose [AY545712]; ***S. alpestre*** Vill.; ***S. annuum*** L.; ***S. apoleipon*** ’t Hart; *S. bergeri* Hamet [AY352897]; ***S. borissovae*** Balkovsky; ***S. brevifolium*** DC.; ***S. cepaea*** L.; ***S. churchillianum*** Robins et Boutique; *S. clavatum* R. T. Clausen [AY545713]; ***S. cockerellii*** Britton; *S. compactum* Rose [AY545714]; ***S. confusum*** Hemsley; *S. corynephyllum* Froderst. [AY545715]; ***S. dasyphyllum*** L. **ssp.** ***glanduliferum*** (Gussone) Moris; ***S. debile*** S. Watson; ***S. dendroideum*** DC.; ***S. ebracteatum*** DC.; ***S. farinosum*** Lowe; ***S. fragrance*** ’t Hart; ***S. frutescens*** Rose; ***S. gracile*** C. A. Meyer; ***S. griseum*** Praeger; ***S. gypsophila*** B.L. Turner; ***S. hintoniorum*** B. L. Turner; ***S. hirsutum*** Allioni **ssp.** ***baeticum*** Rouy; ***S. hispanicum*** L.; *S. (Villadia) jurgensenii* (Hemsl.) Moran [AY545721]; ***S. kimnachii*** Byalt; *S. lineare* Thunb. [AB088623]; ***S. hultenii*** Frod.; ***S. longipes*** Rose; *S. makinoi* Maxim. [AB088627]; *S. mexicanum* Britt. [AB088621]; ***S. mocinianum*** Perez-Calix; *S. modestum* Ball [AY082101]; ***S. moranense*** Kunth; ***S. morganianum*** E. Walther; *S. multicaule* Wallich et Lindley [AB088631]; ***S. multiceps*** Cosson et Durand; ***S. obcordatum*** Clausen; ***S. ochroleucum*** Chaix; *S. oreades*

(Decne.) Raym.-Hamet [AB088632]; ***S. oreganum*** Nuttall; ***S. oxypetalum*** Kunth; ***S. pallidum*** M. von Beiberstein; ***S. rupestre*** L.; ***S. satsumense*** Hatusima; ***S. sedoides*** (Decaisne) Pau ex Vidal y Lopes; ***S. sexangulare*** L.; *S.* (*Graptopetalum*) *suaveolens* Kimnach [AY545707]; ***S. subulatum*** (C. A. Meyer) Boissier; ***S. surculosum*** Cosson **var.** ***luteum*** (Emberger) Maire; ***S. ternatum*** Michaux; *S. tosaense* Makino [AB088620]; *S. triactina* A. Berger [AB088629]; *S. trullipetalum* Hook. f. et Thomson [AB088630]; ***S. tuberiferum*** Stojanov et Stefonoff; *S. uniflorum* Hooker et Arnott ssp. *japonicum* Miq. [AB088617]; *S. uniflorum* ssp. *oryzifolium* (Makino) H. Ohba [AB088618]; ***S. ursi*** 't Hart; ***S. urvillei*** DC.; ***S. versadense*** C. H. Thompson; ***S. villosum*** L.; ***Sempervivum globiferum*** L. **ssp.** ***allionii*** (Jordan et Fourrean) 't Hart et Bleij; ***S. montanum*** L.; *Sinocrassula indica* Berger [AB088580]; *S. yunnanensis* Berger [AB088582]; *Thompsonella spathulata* Kimnach [AY545720]; *Tylecodon paniculatus* (L. f.) H. Tolken [AY692313]; *T. wallichii* (Harv.) H. Tolken [AY692314]; *Umbilicus botryoides* Hochst. ex A Rich. [AB088586]; *U. horizontalis* (Gruss.) DC. [AB088585]; ***Villadia (ramosissima) albiflora*** (Hemsley) Rose.

Результаты и обсуждение

В наборе данных длина ITS1 варьирует от 202 нт у *Aichryson bethencourtianum* Bolle до 235 нт у *Crassula sieberiana* (Schultes) Druce. В большинстве родов длина этого спейсера варьирует незначительно — 222—227 нт, однако у представителей нескольких родов/клад эта величина существенно отличается (рис. 2). Так, у всех членов клады «Aeonium» (см. ниже) ITS1 короче среднего (≤210 нт), а в родах *Aizopsis* и *Crassula* его длина превышает 230 нт. В пределах большинства родов длина ITS1 изменяется незначительно, однако у видов *Phedimus*, «Acre»- и «Leucosedum»-клад ее вариабельность высока. Содержание ГЦ оснований также варьирует в пределах набора изученных видов. Роды *Cotyledon*, *Hylotelephium*, *Orostachys* subsect. *Appendiculatae* (Boriss.) H. Ohba и *Sinocrassula* характеризуются повышенным содержанием ГЦ оснований (>60 %; рис. 2), тогда как в родах *Aizopsis*, *Monanthes* Haworth и некоторых других их процент относительно низок (<52 %).

Ген 5.8S рДНК инвариантен по длине у всех последовательностей, за исключением видов *Aichryson*, которые отличаются синапоморфной делецией нуклеотида на 5′ конце гена, а содержание в нем ГЦ варьирует в узких пределах (50—55.5 %).

Второй спейсер в целом короче ITS1 (обратная зависимость наблюдается только в роде *Crassula*, характеризующемся наибольшей длиной ITS2 239 ± 3.0 нт (244 нт у *Crassula aquatica* и *Crassula mataikona* A. P. Druce)), более вариабелен по длине и характеризуется сходным характером вариации длины и содержания ГЦ оснований у изученных таксонов (рис. 2).

Выравнивание последовательностей в пределах большинства родов толстянковых не вызвало затруднений, однако из-за существенных различий в длине рибосомальных спейсеров и высокой дивергенции последовательностей между родами поиск гомологичных позиций между ними был проблематичен. Данные о вторичной структуре ITS облегчают выравнивание дивергентных последовательностей, поскольку позволяют определять участки, формирующие гомологичные стебли (An et al., 1999; Kelchner, 2000; Gottschling et al., 2001; Goertzen et al., 2003). Поэтому при выравнивании последовательностей за основу нами была взята модель вторичной структуры ITS1 и ITS2, разработанная для *Rhodiola rosea* (Gontcharova, Gontcharov, 2004).

После выравнивания дивергенция последовательностей спейсерного региона оставалась относительно высокой в большинстве родов толстянковых и превышала 5 % (рис. 3). В родах *Crassula*, *Kalanchoe*, *Sempervivum* и большинстве клад, включающих виды рода *Sedum* s. str., она превышала 10 %. В то же время высоким сходством ITS характеризовались виды *Umbilicus*, *Cotyledon*, *Adromischus* Lemaire, *Tylecodon* Tolken и макаронезийских родов (рис. 3).

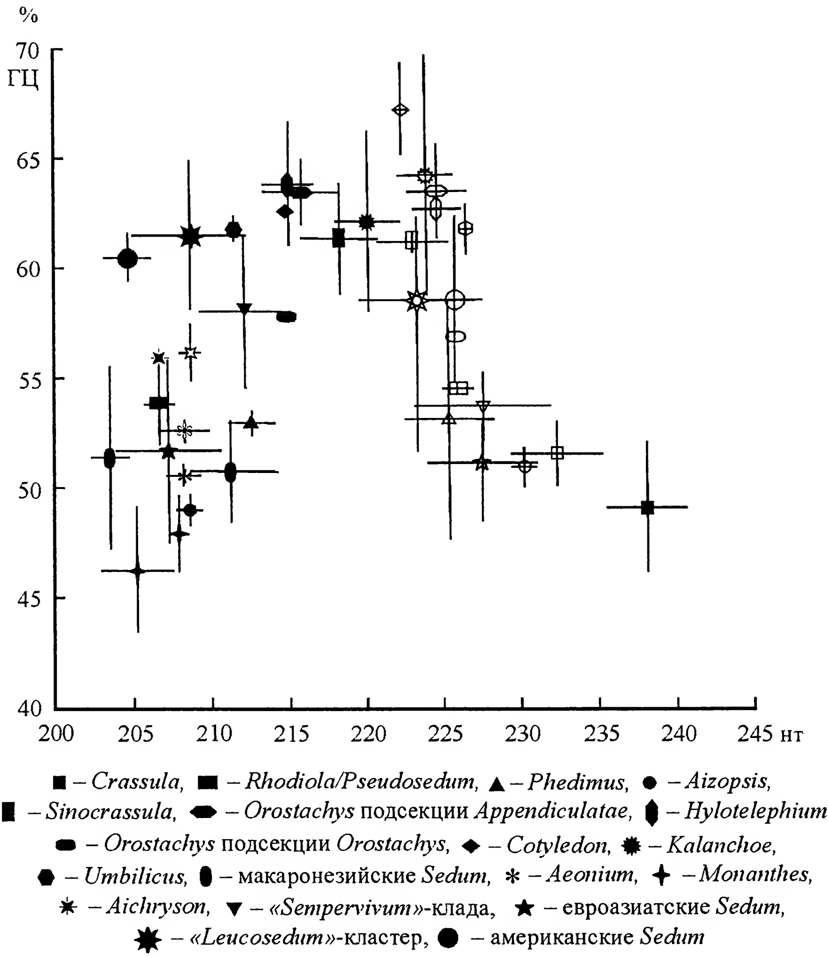


Рис. 2. Среднее значение длины, содержание ГЦ оснований и их стандартные отклонения в ITS1 (не закрашенные фигуры) и ITS2 (закрашенные фигуры) в родах и кладах толстянковых. Учитывались только полные последовательности ITS участка.

После удаления из матрицы данных идентичных и неполных последовательностей число видов в ней оставалось высоким и требовало больших затрат компьютерного времени для проведения анализов с использованием сложных эволюционных моделей. Учитывая, что в некоторых группах толстянковых филогенетические взаимоотношения уже анализировались (Mes et al., 1996; Gehrig et al., 2001; Mort et al., 2002, 2005; Aceveda-Rosas et al., 2004; Fairfield et al., 2004; Mayuzumi, Ohba, 2004; Гончарова и др., 2006), было решено сократить для них выборки, оставив по 2—3 представительных вида (как правило, с наиболее дивергентными последовательностями) на четко выраженную кладу. В конечном итоге матрица данных была сокращена до 158 видов (см. выше). Поскольку род *Sedum* остается слабо изученным в филогенетическом отношении, он был наиболее широко представлен в анализе.

Из 595 нуклеотидов, включенных в матрицу данных, 159 были инвариантны, а 389 потенциально информативны с точки зрения метода MP. GTR-модель эволюции нуклеотидных последовательностей с учетом гетерогенности скорости замещения (Г) и доли инвариантных позиций (I) была определена как наиболее адек-

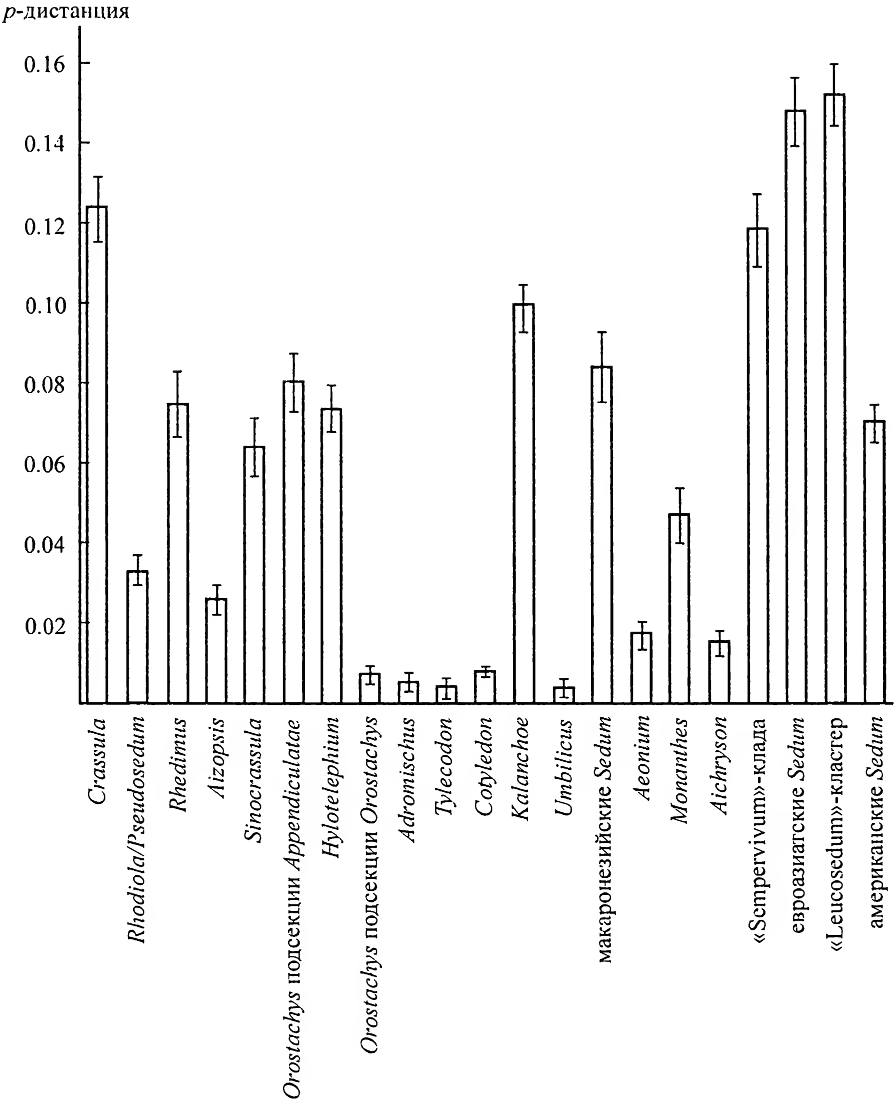


Рис. 3. Дивергенция последовательностей (*p*-дистанции) и их стандартное отклонение в родах и кладах толстянковых.

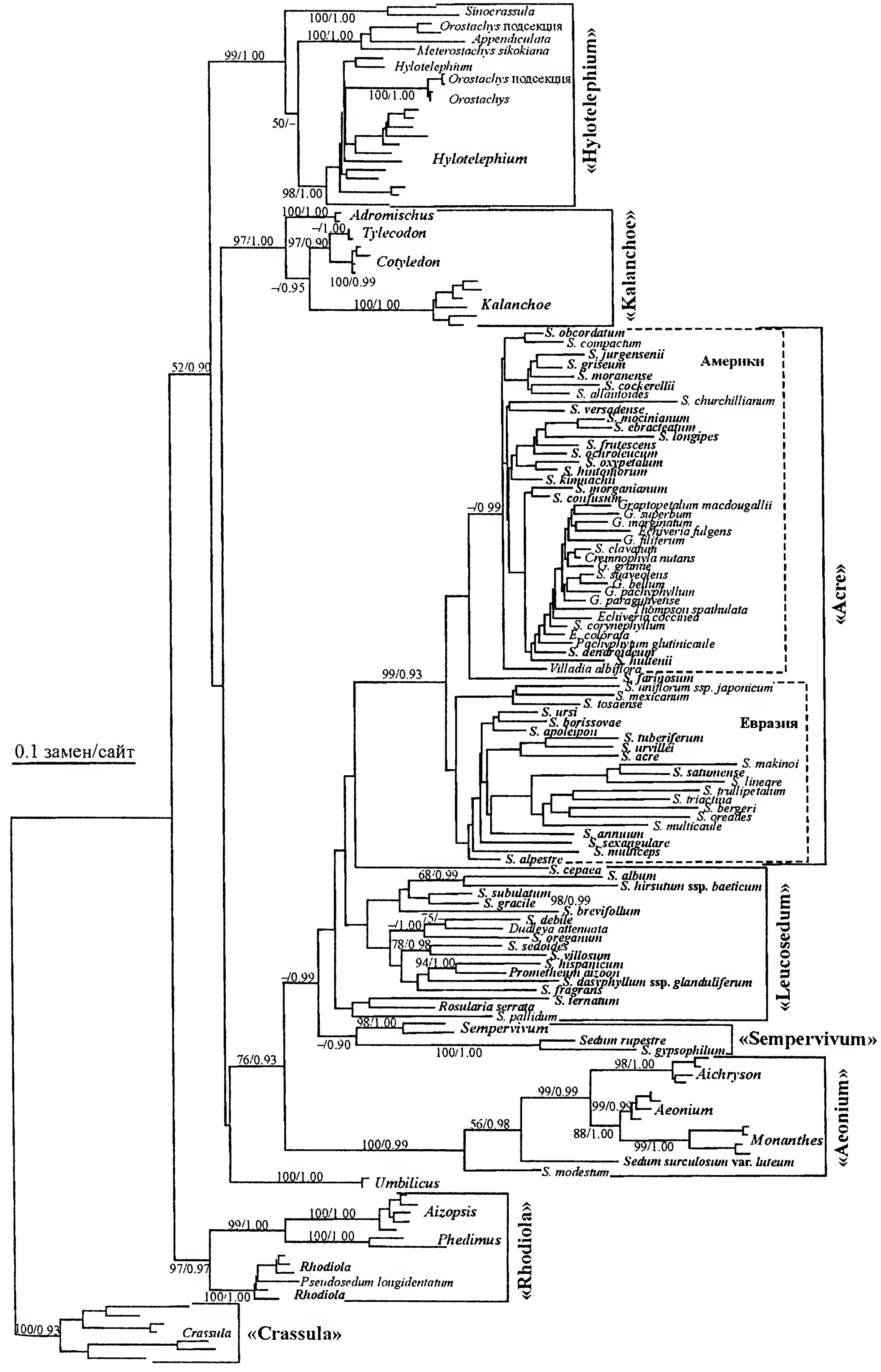
ватно описывающая наш набор данных. Ее характерной особенностью была повышенная частота двух типов нуклеотидных замен: Ц↔Т (4.1540) и А↔Г (2.6657).

При анализе этого набора данных методом ML было получено древо, представленное на рис. 4. На нем виды толстянковых сгруппированы в 8 основных устойчивых клад. Это клады подсем. *Crassuloideae* (род *Crassula*; 100 % BP, 0.93 PP),

---

Рис. 4. Филогенетическое древо сем. *Crassulaceae*, основанное на сравнении 158 ITS рДНК последовательностей (595 нуклеотидов) методом максимального правдоподобия (GTR + I + Г модель).

Цифрами указана устойчивость основных ветвей, рассчитанная для NJ/BI-анализов методом бутстрепа (NJ) и апостериорных вероятностей (BI). Названия видов в большинстве клад, анализировавшихся ранее, не указаны. Жирным шрифтом выделены последовательности, определенные в настоящем исследовании.


0.1 замен/сайт
100/1.00
Sinocrassula
100/1.00
Orostachys подсекция
Appendiculata
Meterostachys sikokiana
99/1.00
Hylotelephium
Orostachys подсекция
100/1.00
Orostachys
50/–
Hylotelephium
98/1.00
«Hylotelephium»
100/1.00
Adromischus
–/1.00
Tylecodon
97/1.00
97/0.90
Cotyledon
100/0.99
–/0.95
100/1.00
Kalanchoe
«Kalanchoe»
52/0.90
S. obcordatum
S. compactum
S. jurgensenii
S. griseum
Америки
S. moranense
S. cockerellii
S. allantoides
S. churchillianum
S. versadense
S. mocinianum
S. ebracteatum
S. longipes
S. frutescens
S. ochroleucum
S. oxypetalum
S. hintoniorum
S. kimnachii
S. morganianum
S. confusum
–/0.99
Graptopetalum macdougallii
G. superbum
G. marginatum
Echeveria fulgens
G. filiferum
S. clavatum
Cremnophila nutans
G. grande
S. suaveolens
G. bellum
G. pachyphyllum
G. paraguayense
Thompson spathulata
Echeveria coccinea
S. corynephyllum
E. colorata
Pachyphytum glutinicaule
S. dendroideum
S. hultenii
Villadia albiflora
99/0.93
S. farinosum
S. uniflorum ssp. japonicum
S. mexicanum
S. tosaense
S. ursi
S. borissovae
Евразия
S. apoleipon
S. tuberiferum
S. urvillei
S. acre
S. makinoi
S. satumense
S. lineare
S. trullipetalum
S. triactina
S. bergeri
S. oreades
S. multicaule
S. annuum
S. sexangulare
S. multiceps
S. alpestre
«Acre»
S. cepaea
68/0.99
S. album
S. hirsutum ssp. baeticum
S. subulatum
S. gracile
98/0.99
S. brevifolium
75/–
S. debile
–/1.00
Dudleya attenuata
S. oreganum
78/0.98
S. sedoides
S. villosum
S. hispanicum
94/1.00
Prometheum aizoon
S. dasyphyllum ssp. glanduliferum
S. fragrans
S. ternatum
Rosularia serrata
S. pallidum
–/0.99
«Leucosedum»
98/1.00
Sempervivum
–/0.90
Sedum rupestre
S. gypsophilum
100/1.00
«Sempervivum»
76/0.93
98/1.00
Aichryson
99/0.99
99/0.99
Aeonium
56/0.98
88/1.00
Monanthes
99/1.00
100/0.99
Sedum surculosum var. luteum
S. modestum
«Aeonium»
100/1.00
Umbilicus
100/1.00
Aizopsis
99/1.00
100/1.00
Phedimus
97/0.97
Rhodiola
Pseudosedum longidentatum
100/1.00
Rhodiola
«Rhodiola»
100/0.93
Crassula
«Crassula»

«Rhodiola» (роды *Rhodiola*, *Pseudosedum*, *Phedimus* и *Aizopsis*; 97 % BP, 0.97 PP), «Hylotelephium» (роды *Hylotelephium*, *Orostachys* и *Sinocrassula*; 99 % BP, 1.00 PP), «Kalanchoe» (роды *Adromischus*, *Tylecodon*, *Cotyledon* и *Kalanchoe*; 97 % BP, 1.00 PP) и высокоустойчивая монородовая клада Umbilicus. Виды рода *Sedum* s. str. на древе распределены между тремя кладами, занимающими вершинное положение (рис. 4). *Sedum modestum* и *S. surculosum* располагаются в парафилетической последовательности в основании высоко устойчивой (100 % BP, 0.99 PP) «Aeonium»-клады, слагаемой макаронезийскими родами *Aeonium* Webb et Berth., *Monanthes* Haworth и *Aichryson* Webb et Berthelot. Еще 2 вида (*S. gypsophillum* и *S. rupestre*) образуют сестринскую ветвь рода *Sempervivum* (клада «Sempervivum»; 0.99 PP). Большинство видов *Sedum* входят в состав парафилетичной группы «Leucosedum» или полиродовой «Acre»-клады. Большинство клад, упомянутых выше, имеют высокую бутстреп-поддержку (>95 %) и значения апостериорных вероятностей (>0.95), однако порядок ветвления «Hylotelephium», «Kalanchoe» и Umbilicus установить достоверно в нашем анализе не удалось. Только базальное положение клад «Crassula» и «Rhodiola» по отношению к остальным толстянковым поддержано низкими значениями бутстрепа (52 %) и апостериорных вероятностей (0.90), а вершинное положение «Aeonium»-, «Acre»-, «Sempervivum»-клад и кластера «Leucosedum», слагающих подтрибу *Sedinae* sensu 't Hart — умеренными (76 % BP, 0.93 PP; рис. 4).

В большинстве случаев эти клады хорошо структурированы. Так, клада «Rhodiola» слагается двумя устойчивыми сестринскими парами— *Rhodiola—Pseudosedum* и *Phedimus—Aizopsis*. Если дивергенция родов в последней кладе очень хорошо выражена, то различия между последовательностями *Rhodiola* и *Pseudosedum* не достоверны. В кладе «Kalanchoe» род *Adromischus* (0.95 PP) формирует базальную ветвь, а пара *Tylecodon/Cotyledon* и род *Kalanchoe*, характеризующийся длинной ветвью, занимают вершинное положение.

Род *Sinocrassula* является базальным в кладе «Hylotelephium», и только он является монофилетичным здесь. Представители *Orostachys* и *Hylotelephium* не формируют родовых клад, а входят в состав сложно структурированного полифилетичного комплекса, слагаемого кладой видов *Orostachys* подсекции *Appendiculatae* и *Meterostachys sikokiana* и ее сестринской группой, объединяющей виды *Hylotelephium* и *Orostachys* подсекции *Orostachys* (98 % BP и 1.00 PP для их общей ветви).

В наиболее представительной высокоустойчивой кладе «Acre» наблюдается дихотомия между американскими и евроазиатскими видами *Sedum*. Американская клада, сестринским таксоном которой является *S. farinosum*, имеет высокую статистическую значимость, но только в BI-анализе (0.99 PP) и в свою очередь хорошо структурирована. В ее состав помимо *Sedum* вошли эндемичные для американского континента роды *Graptopetalum* Rose, *Cremnophila* Rose, *Echeveria* и *Pachyphytum* Link, Klotzsch et Otto и *Villadia* Rose, выделенные Berger в подсем. *Echeverioideae*. Евроазиатская группа видов *Sedum* не имеет статистической поддержки, что, вероятно, обусловлено высокой дивергенцией последовательностей ($p > 0.14$; рис. 3), входящих в ее состав. Она также слагается несколькими устойчивыми кладами, членов которых объединяет общее распространение.

В основании «Acre»-клады находится парафилетическая группа из 18 видов: «Leucosedum» кластер. Эти последовательности также весьма дивергентны ($p > 0.15$; рис. 3), и в составе кластера имеется лишь несколько, как правило, маловидовых группировок, имеющих статистическую поддержку. Помимо видов *Sedum* в состав кластера вошли *Rosularia serrata*, *Dudlea attenuata* и *Prometheum aizoon*.

Из 25 традиционных родов толстянковых, представленных двумя и более последовательностями, монофилия была подтверждена только для 10.

Анализ большого числа ITS-последовательностей толстянковых позволил нам построить первую филогению семейства, основанную на ядерном геноме, и сравнить ее с другими топологиями, базирующимися на последовательностях ДНК хлоропластов: белок-кодирующем гене *mat*K (Mort et al., 2001) и *trn*L-*trn*F межгенном спейсере (Mayuzumi, Ohba, 2004). Необходимо отметить, что в целом все три маркера устанавливают в сем. *Crassulaceae* одни и те же основные клады со сравнимой статистической значимостью и сходным образом отражают филогенетические взаимоотношения между ними. Сходство нескольких топологий, базирующихся на информации из разных участков генома, имеющих собственную эволюционную динамику, позволяет предположить, что филогенетические гипотезы, следующие из этих построений, достоверно отражают эволюционные взаимоотношения в семействе.

Высокая статистическая значимость клад разного уровня нашего древа также позволяет говорить, что ITS является хорошим маркером для реконструкции филогении толстянковых на разных уровнях, от видового в некоторых родах до семейственного. Полученные данные указывают на то, что роды толстянковых существенно отличаются скоростями накопления мутаций в ITS. Эти различия могут быть выражены даже в пределах одной полиродовой клады, например «Kalanchoe» или «Hylotelephium». В большинстве родов макаронезийской группы, рода *Rhodiola* и некоторых других различия между видами слабо выражены, тогда как в родах *Hylotelephium*, *Kalanchoe* и особенно *Sedum* они существенны (рис. 3) и позволили с высокой степенью достоверности установить родственные связи в этих таксонах (рис. 4). Наибольшую информативность ITS-последовательности имеют на уровне род-триба. Во всех основных кладах взаимоотношения между родами имеют высокую статистическую значимость и полностью соответствуют данным, полученным с использованием маркеров из генома хлоропластов (Mort et al., 2001; Mayuzumi, Ohba, 2004). Однако порядок ветвления основных клад древа, напротив, имеет слабую статистическую значимость, и, вероятно, применение ITS я-рДНК для установления взаимоотношений между ними малоперспективно.

Данные, полученные нами, еще раз подтвердили наличие противоречий между традиционной таксономией семейства, основанной на фенотипических признаках, и филогенетическими отношениями между видами и родами, установленными в предшествующих анализах. Таким образом, можно считать доказанной искусственность большинства подсемейств Berger (1930). Согласно молекулярным данным, семейство слагается как минимум 7—8 кладами (Ham, 1995; Mort et al., 2001; Mayuzumi, Ohba, 2004, настоящее исследование), из которых только одна соответствует подсемейству в понимании Berger (*Crassuloideae*). Другие же клады объединяют в своем составе представителей нескольких традиционных подсемейств, однако в системе 't Hart (1995) они получили ранг триб или подтриб (*Kalanchoeae*, *Telephiinae* и *Sedinae* — рис. 1). Следует отметить, что в подтрибе *Sedinae* выделяются четыре группировки видов, устанавливаемые всеми анализами, но не имеющие формального таксономического статуса: «Acre», «Leucosedum», «Sempervivum» и «Aeonium» ('t Hart, 1995). Наш анализ подтвердил монофилию 5 из 7 клад, установленных ранее, еще одна («Leucosedum») не была установлена даже топологически, а роды, слагающие «Telephium»-кладу sensu Ham (1995), образовали 3 независимые ветви древа: «Rhodiola», «Hylotelephium» и монородовую *Umbilicus* (рис. 4).

Отсутствие внешней группы в нашем анализе не позволяет оценить монофилию семейства и базальное положение Crassula-клады, однако результаты предшествующих исследований явно указывают на это (Mort et al., 2001; Mayuzumi, Ohba, 2004). Картина филогенетических взаимоотношений толстянковых, установленная в настоящем исследовании, не противоречит основным положениям системы семейства 't Hart (1995). Так, представленная нами топология характеризует подсемейства *Crassuloideae* и *Sedoideae*, выделяемые этим автором как монофилетические, однако отвергает монофилию трибы *Sedeae*, помещая *Kalanchoeae* (наша клада «Kalanchoe») в кладу последней (рис. 4). Согласно построениям 't Hart, поддержанным данными анализа хлоропластных маркеров (Mort et al., 2001; Mayuzumi, Ohba, 2004), *Kalanchoeae* является базальной трибой в подсемействе, а на нашем древе ветви «Rhodiola» и «Hylotelephium» (относимые к подтрибе *Telephiinae* трибы *Sedeae*) предваряют ее, хотя и с невысокой статистической значимостью (52 % BP, 0.90 PP для «Rhodiola»; рис. 4). Следует отметить, что ни одна, ни другая филогенетическая гипотеза не подтверждается фенотипическими или биогеографическими данными. J. Baldwin (1938) полагал, что *Kalanchoe* и близкие к нему роды ведут происхождение от предковой формы, близкой к *Crassula*, тогда как Uhl (1948) отвергал вероятность подобного сценария. Преимущественное распространение членов «Kalanchoe»-клады и *Crassula* в Южной Африке позволяет предположить их возможное родство, однако почти космополитное распространение видов *Crassula*, ранее рассматривавшихся в составе рода *Tillaea*, дает возможность для построения других гипотез происхождения подсем. *Crassuloideae.*

История проблемной «Telephium»-клады (подтрибы *Telephiinae* в системе 't Hart) берет начало с первых молекулярных исследований, использовавших результаты рестрикционного анализа хлоропластной ДНК (Ham, 1995). Как отмечено выше, признаками, объединяющими членов *Telephiinae*, по мнению 't Hart (1995), являются пятичленные цветки с обдиплостемонным андроцеем и свободными лепестками, как правило, плоские зубчатые или пильчатые листья. Однако ни один из этих признаков не является уникальным для совокупности членов трибы и характеризует далеко не все ее виды (Mayuzumi, Ohba, 2004). Как справедливо отметили эти авторы, фенотипические признаки, однозначно характеризующие членов этой клады/подтрибы, неизвестны, что, впрочем, справедливо и для большинства других, «новых» внутрисемейственных таксонов *Crassulaceae.*

Изначально «Telephium»-клада была установлена с очень низкой (25 %) статистической значимостью, но в то время этому факту не придавали значения. Исследователи решили, что общность современного распространения большинства членов клады (Восточная Азия) является доказательством их происхождения от общего предка. В более позднем анализе хлоропластного *mat*K-гена клада вновь была недостоверна (Mort et al., 2001), более того, парафилетична, как и в нашем анализе (рис. 4). Однако в *mat*K были обнаружены несколько предположительно синапоморфных инделей, отличающих роды, относимые к ней, от других толстянковых, что также было истолковано как подтверждение общности их происхождения. Следует заметить, что в то же время были обнаружены и индели, свойственные только *Crassula* и *Umbilicus* (также член *Telephiinae*), однако их посчитали результатом гомоплазии (Mort et al., 2001).

Хотя род *Umbilicus* в системе Berger входит в состав *Cotyledonoideae* и распространен преимущественно в средиземноморском регионе, 't Hart включил его в подтрибу *Telephiinae* наряду с восточноазиатскими родами. Следует отметить, что ареал этого рода практически не пересекается с ареалами других членов подтрибы (исключение — *Phedimus*), а морфология существенно отличается от морфологии представителей других родов *Telephiinae*. Родственные связи *Umbilicus* долгое время оставались не поняты, однако в анализе ITS-последовательностей (Mayuzumi, Ohba, 2004) были установлены сестринские отношения между этим родом и парой «Rhodiola» и «Phedimus», эквивалентной нашей «Rhodiola»-кладе, но с невысокой статистической достоверностью. Наш анализ, базирующийся на существенно большем числе последовательностей и опирающийся на информацию о вторичной структуре рибосомальных спейсеров, отвергает сестринские отношения этих групп и демонстрирует, что *Umbilicus* является независимой ветвью филогенетического древа толстянковых. Хотя морфологические признаки сближают *Umbilicus* с членами *Cotyledonoideae* (Berger, 1930), в настоящее время относимыми к трибе *Kalanchoeae*, основное хромосомное число (x = 24), морфология хромосом и распространение выделяют этот род из подсем. *Cotyledonoideae* (Uhl, 1948). Однако эти же признаки отличают *Umbilicus* и от членов «Telephium»-клады (*Telephiinae*). Таким образом, вопрос о положении рода *Umbilicus* в семействе так и остается не решенным. Молекулярные данные подтвердили обособленность *Umbilicus*, но не смогли определить его родство.

Можно заключить, что клады «Rhodiola» и «Hylotelephium» проявляют мало близости друг к другу в молекулярных филогениях (Mort et al., 2001; Mayuzumi, Ohba, 2004; настоящее исследование). Такой результат можно было бы объяснить гомоплазией последовательностей, но его повторение независимо в трех анализах (хлоропластного гена *mat*K и *trn*L-*trn*F межгенного спейсера (Mort et al., 2001; Mayuzumi, Ohba, 2004) и я-рДНК (настоящее исследование)), делает это объяснение маловероятным. Более достоверным нам кажется то, что клады если и ведут происхождение от общего предка, то их дивергенция произошла очень давно. В пользу этого предположения говорят различия в распространении представителей этих клад, что, возможно, отражает их независимые истории. Арктоальпийский род *Rhodiola*, слагающий ядро одноименной клады, приурочен преимущественно к высокогорьям Центральной и Юго-Восточной Азии и включает ограниченное число широко распространенных видов (*R. rosea*, *R. integrifolia*), *Phedimus* представляет западную ветвь этой клады (распространен в Малой Азии, на Кавказе и Иране) и только современный ареал *Aizopsis* в значительной мере пересекается с ареалами *Hylotelephium* и *Orostachys* типичных восточноазиатских родов (элементов).

Кариологические данные также подтверждают отсутствие близкого родства между кладами «Rhodiola» и «Hylotelephium». Для членов первой характерно основное хромосомное число 16 и его производные, а в кладе «Hylotelephium» — 12. Учитывая, что исходным у толстянковых считается основное хромосомное число 8, вполне вероятно, что x = 16 возникло в результате полиплоидии, тогда как объяснение происхождения x = 12 более проблематично (Mort et al., 2001).

Более ясными представляются нам статус и структура вершинной группы древа, слагаемой видами рода *Sedum* s. str. (*Sedoideae*) и представителями подсемейств *Sempervivoideae* и *Echeverioideae* sensu Berger (рис. 4). Хотя эта клада и объединяет виды из 3 подсемейств A. Berger, ее внутренняя структура отвергает подобное деление. В то же время относительно высокая достоверность клады в нескольких анализах (Mort et al., 2001; Mayuzumi, Ohba, 2004; настоящее исследование) позволяет рассматривать ее как один таксон — подтрибу *Sedinae* sensu ’t Hart (1995). Хорошая структурированность подтрибы, в которой хорошо обособлены по крайней мере три, а возможно и более, многовидовые клады (рис. 4), позволяет предположить ее долгую историю и сложный процесс видообразования и расселения. Виды *Sedum* s. str. входят в состав всех этих клад и составляют основу двух из них, демонстрируя высокую полифилетичность рода.

Предположения о сборной природе *Sedum* высказывались многократно (Ham, 1995; Mayuzumi, Ohba, 2004, и др.), и было сделано множество попыток выделить из его состава монофилетические группы и таким образом преодолеть эту искусственность (Ohba, 1978, 1995; Grulich, 1984; ‘t Hart, 1995; Ham, ’t Hart, 1998, и др.), однако полное решение проблемы пока не найдено. Основная трудность заключается в том, что фенотипические признаки во многих родах толстянковых, а в роде *Sedum* в особенности, характеризуются высокой гомоплазией. Монофилетические группы семейства, установленные методами молекулярной филогении, характеризуются удивительной мозаичностью признаков морфологии цветка, листьев, листорасположения и биоморф, что существенно затрудняет их диагностику. Показательна в этом отношении американская группа таксонов в составе «Acre»-клады (рис. 4). Представители родов *Cremnophila*, *Echeveria*, *Graptopetalum* и *Pachyphytum* помещаются в ней среди видов *Sedum*, что указывает на их неразрывную связь с последним. При этом морфологически они отличаются от *Sedum* (преимущественно розеточные биоморфы, пятимерные цветки с частично или полностью сросшимися лепестками), что и послужило причиной их выделения Berger (1930) в подсем. *Echeverioideae.* На наш взгляд, включение эндемичных североамериканских родов в *Sedum* вполне оправданно с точки зрения молекулярной филогении. «Acre»-клада в полном составе также может рассматриваться как морфологически гетерогенный, но филогенетически цельный род. Тем более что типовой вид *Sedum* (*S. acre*) достоверно входит в ее состав.

Возможно еще большее расширение *Sedum* за счет членов Leucosedum-кластера и клады Sempervivum, однако в этом случае составление диагноза рода будет более чем проблематично. Признание монофилетических составляющих этих групп в качестве самостоятельных родов также возможно, но необходимы дальнейшие исследования как филогенетических взаимоотношений в *Sedinae*, так и углубленное изучение фенотипических признаков, характеризующих его виды и их монофилетические группировки.

В нашем анализе впервые установлена дивергенция в «Acre»-кладе на американскую (мексиканскую) и евроазиатскую ветви (рис. 4). Статистическая значимость этих групп менее 50 %, что неудивительно, учитывая очень высокую дивергенцию слагающих их последовательностей, слагающих их родов (рис. 3). Положение *S. farinosum*, распространенного на о-ве Мадейра, в основании американской клады позволяет с большей вероятностью предположить колонизацию их предковой формой западного полушария через Макаронезию, а не через Северо-Восточную Азию. Однако это был не единственный случай проникновения толстянковых в Америку. Представители еще нескольких клад (Crassuloideae, «Rhodiola», «Hylotelephium» и «Leucosedum») достигли этого материка независимо и, вероятно, разными путями.

Реконструкция филогенетических взаимоотношений в семействе позволяет провести анализ эволюции некоторых фенотипических признаков, характеризующих его представителей, и составить представление о морфологии предковых форм. Результаты этого анализа показывают, что многие признаки, ранее широко использовавшиеся для выделения таксонов высокого ранга (до подсемейств), неоднократно возникали в процессе формирования семейства и зачастую не отражают общности происхождения видов. К их числу относятся: розеточные биоморфы, однолетность, моноподиальное нарастание системы побегов, каудексы и запасающие корни, вторичное одревеснение побегов, супротивное или мутовчатое листорасположение, редукция или увеличение частей цветка, срастание лепестков, чашелистиков и образование «цветочной трубки», число кругов тычинок, раздельнополость цветков, форма зрелых листовок, орнаментация экзотесты ('t Hart, 1982; Ham, Hart, 1998; Mort et al., 2001; Mayuzumi, Ohba, 2004).

В соответствии с архетипом, предложенным 't Hart и J. Koek-Noorman (1989) и 't Hart (1992), плезиоморфными (предковыми) признаками толстянковых являются: обдиплостемонный андроцей, спиральное листорасположение, свободные чашелистики и лепестки, сетчато-бородавчатая орнаментация экзотесты, отсутствие вторичной ксилемы в стебле, цельнокрайние листья, киптокарпные завязи, плоские листья, простое (не железистое) опушение, пятимерный цветок, удлиненный побег, многолетность, терминальные плейохазиальные соцветия и ортотропные побеги. Апоморфные (эволюционно продвинутые) признаки — гаплостемонный андроцей, перекрестно-парные листья, сростные лепестки и чашелистики, ребристый тип орнаментации экзотесты, наличие вторичной ксилемы, зубчатые и пильчатые листья, ортокарпные плодолистики, моноподиальные боковые соцветия, вальковатые листья, железистое опушение или полное его отсутствие, полимерные цветки, розеточные и анизотропные побеги (Ham, 't Hart, 1998). И хотя эти авторы утверждают, что их построения подтверждены молекулярно-филогенетическими исследованиями, на наш взгляд, это не всегда очевидно.

Например, 't Hart (1994) предположил, что наиболее вероятной гипотетической предковой формой роста обладает *Sedum acre* — многолетник с неспециализированными приподнимающимися или распростертыми, укореняющимися, несущими листья гапаксантными цветоносными побегами. Подобный тип довольно обычен среди представителей *Sedum* s. str., однако его вряд ли можно считать предковым, учитывая вершинное положение всего рода на эволюционном древе семейства. Особенности строения вторичной ксилемы как «полудревесных», так и травянистых *Sedoideae* (Гончарова, Царенко, 2004; Hart, Koek-Noorman, 1989) показали, что и примитивные, и эволюционно продвинутые виды имеют идентичное строение вторичной ксилемы, что, по мнению 't Hart (1994), подтверждает гипотезу о происхождении *Crassulaceae* от первично травянистых предков. По мнению Mes с соавт. (1996), в пользу этого предположения свидетельствует базальное положение травянистых видов *Sedum* в кладе макаронезийских *Sedinae* («Aeonium»-клада в нашем анализе). Однако следует отметить, что базальное положение травянистых видов характерно только для вершинных «Acre»- и «Aeonium»-ветвей филогенетического дерева *Crassulaceae*, а ближе к его основанию жизненную форму, близкую к гипотетическому предку sensu 't Hart (1994), имеет только *Phedimus stellatus* («Rhodiola»-клада), что ставит под сомнение предположение 't Hart (1994). Подобное положение *P. stellatus* на древе может указывать как на сохранение предкового состояния признака, так и на вторичное упрощение в результате «отравянения». На наш взгляд, более определенно можно говорить о том, что розеточные биоморфы свойственны базальным ветвям в большинстве клад семейства: «Hylotelephium», «Kalanchoe», *Umbilicus*, «Aeonium», «Sempervivum» и «Leucosedum», что предполагает происхождение длиннопобеговых жизненных форм от розеточных в них. Клада Crassuloideae, принимаемая в качестве базальной в семействе, характеризуется высоким разнообразием жизненных форм, от терофитов до фанерофитов, розеточные биоморфы в ней так же представлены, что позволяет рассматривать их в качестве исходных для всего семейства, а длиннопобеговость — как апоморфию (Гончарова и др., 2006).

Таким образом, представленный анализ ITS я-рДНК последовательностей представителей сем. *Crassualceae* подтвердил несоответствие системы семейства Berger картине филогенетических взаимоотношений в нем. Более обоснованной выглядит схема 't Hart (1995), выделяющая в нем два подсемейства, однако очевидно, что необходимы дальнейшие исследования для того, чтобы четко филогенетически и фенотипически очертить трибы и подтрибы, выделяемые 't Hart. Весьма проблемной в этом отношении является подтриба *Telephiinae*, объединяющая преимущественно восточноазиатские роды толстянковых, во всех анализах распадающаяся на три клады, не проявляющие сходства друг с другом.

Благодарности

Исследование было выполнено при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 05-04-48757а) и ДВО РАН (проект 06-III-А-05-143).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гончарова С. Б., Артюкова Е. В., Гончаров А. А. Филогенетические связи представителей подсемейства *Sedoideae* (*Crassulaceae*) на основании сравнения последовательностей ITS региона я-рДНК // Генетика. 2006. Т. 42. № 6. С. 803—812.

Гончарова С. Б., Царенко Н. А. Анатомия побегов некоторых дальневосточных *Crassulaceae* в связи с разнообразием жизненных форм // Тр. VII Междунар. конф. по морфологии растений, посвященной памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых. М., 2004. С. 65—66.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Aceveda-Rosas R., Cameron K., Sosa V., Pell S. A molecular phylogenetic study of *Graptopetalum* (*Crassulaceae*) based on ETS, ITS, *rpl*16, and *trn*L-F nucleotide sequences // Amer. J. Bot. 2004. Vol. 91. N 7. P. 1099—1104.

An S. S., Friedel T., Hegewald E. Phylogenetic relationships of *Scenedesmus* and *Scenedesmus*-like coccoid green algae as inferred from ITS-2 rDNA sequence comparison // Plant Biol. 1999. Vol. 1. P. 418—428.

Baldwin J. T. Kalanchoe: the genus and its chromosomes // Amer. J. Bot. 1938. N 25. P. 572—579.

Berger A. Crassulaceae // Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1930. S. 352—483.

Bonfield J. K., Smith K. F., Staden R. A new DNA sequence assembly program // Nucleic Acids Res. 1995. Vol. 23. P. 4992—4999.

Eggli U. A monographic study of the genus *Rosularia* (*Crassulaceae*) // Bradleya. 1988. Vol. 6. Suppl. P. 1—119.

Fairfield K. N., Mort M. E., Santos-Guerra A. Phylogenetics and evolution of the Macaronesian members of the genus *Aichryson* (*Crassulaceae*) inferred from nuclear and chloroplast sequence // Plant Syst. Evol. 2004. Vol. 248. N 1—4. P. 71—83.

Felsenstein J. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap // Evolution. 1985. Vol. 39. P. 783—791.

Galtier N., Gouy M., Gautier C. SeaView and Phylo_win, two graphic tools for sequence alignment and molecular phylogeny // Comp. Applic. Biosci. 1996. Vol. 12. N 4. P. 543—548.

Gehrig H., Gaussmann O., Marx H. et al. Molecular phylogeny of the genus *Kalanchoe* (*Crassulaceae*) inferred from nucleotide sequences of the ITS-1 and ITS-2 regions // Plant Science. 2001. Vol. 160. P. 827—835.

Goertzen L. R., Cannone J. J., Gutell R. R., Jansen R. K. ITS secondary structure derived from comparative analysis: implications for sequence aligment and phylogeny of the *Asteraceae* // Mol. Phylogenet. Evol. 2003. Vol. 29. P. 216—234.

Gontcharova S. B., Gontcharov A. A. Sequence and secondary structure evolution of ITS rDNA in the family *Crassulaceae* // Abstr. Int. Conf. «Evolutionary botany of certain plant-groups of the East Eurasian floristic element related to Japanese flora on the basis of chromosomes». Hiroshima, 2004. P. 32—34.

Gottschling M., Hilger H. H., Wolf M., Diane N. Secondary structure of the ITS1 transcript and its application in a reconstruction of the phylogeny of *Boraginales* // Plant Biol. 2001. Vol. 3. P. 629—636.

Grulich V. Generic division of Sedoideae in Europe and adjacent regions // Preslia. 1984. Vol. 56. N 1. P. 29—45.

Ham van R. C. H. J. Phylogenetic relationships in the *Crassulaceae* inferred from chroloplast DNA variation // Evolution and systematics of the *Crassulaceae*. Leiden, 1995. P. 16—30.

Ham van R. C. H. J., Hart 't H. Phylogenetic relationships in the Crassulaceae inferred from chloroplast DNA restriction-site variation // Amer. J. Bot. 1998. Vol. 85. N 1. P. 123—134.

't Hart H. The archetype of the *Crassulaceae* // Acta Bot. Neerl. 1992. N 40. P. 107—108.

't Hart H. The unilacunar two-trace nodal structure of the caudex of *Rhodiola rosea* L. (*Crassulaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. 1994. Vol. 116. 235—241.

't Hart H. Intrafamilial and generic classification of the *Crassulaceae* // Evolution and systematics of the *Crassulaceae*. Leiden, 1995. P. 151—158.

't Hart H. The white-flowered *Sedum* species, 1. Principles of a phylogenetic classification of the *Sedoideae* (*Crassulaceae*) // Proc. Kon. Ned. Acad. Wet. 1982. Ser. C. Vol. 85. P. 663—675.

't Hart H., Eggli U. Introduction: Evolution of *Crassulaceae* systematics // Evolution and Systematics of the *Crassulaceae*. Leiden, 1995. P. 7—15.

't Hart H., Koek-Noorman J. The origin of the woody *Sedoideae* (*Crassulaceae*) // Taxon. 1989. Vol. 38. N 4. P. 534—535.

Huelsenbeck J. P., Ronquist F. MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees // Bioinformatics. 2001. Vol. 17. P. 754—755.

Illustrated Handbook of Succulent Plants: Crassulaceae / Eggli U. (ed.) Berlin, 2005. 458 p.

Kelchner S. A. The evolution of non-coding chloroplast DNA and its application in plant systematics // Ann. Missouri Bot. Gard. 2000. Vol. 87. P. 482—498.

Mayuzumi S., Ohba H. The phylogenetic position of eastern asian *Sedoideae* (*Crassulaceae*) as inferred from chloroplast and nuclear DNA sequences // Syst. Bot. 2004. Vol. 29. N 3. P. 587—598.

Mes T. H. M., Bederode van J., 't Hart H. Origin of the woody macaronesian *Sempervivoideae* and phylogenetic position of the East African species of *Aeonium* // Bot. Acta. 1996. Vol. 109. P. 477—491.

Mort M. E., Soltis D. E., Soltis P. S. et al. Phylogenetic relationships and evolution of *Crassulaceae* inferred from *mat*K sequence data // Amer. J. Bot. 2001. Vol. 88. N 1. P. 76—91.

Mort M. E., Soltis D. E., Soltis P. S. et al. Phylogenetic and evolution of the Macaronesian clade of *Crassulaceae* inferred from nuclear and chloroplast sequence data // Syst. Bot. 2002. Vol. 27. N 2. P. 271—288.

Mort M. E., Levsen N., Randle C. P. et al. Phylogenetics and diversification of *Cotyledon* (*Crassulaceae*) inferred from nuclear and chloroplast DNA sequence data // Amer. J. Bot. 2005. Vol. 92. N 7. P. 1170—1176.

Ohba H. Generic and infrageneric classification of the Old World *Sedoideae* (*Crassulaceae*) // J. Fac. Sci. Univ. Tokyo (Bot.). 1978. Sec. III. Vol. 12. N 4. P. 139—198.

Ohba H. Systematic problems of Asian *Sedoideae* // Evolution and systematics of the Crassulaceae. Leiden, 1995. P. 151—158.

Posada D., Crandal K. A. MODELTEST: testing the model of DNA substitution // Bioinformatics. 1998. Vol. 14. P. 817—818.

Spongberg S. A. The genera of Crassulaceae in the south-eastern United States // J. Arnold Arbor. 1978. Vol. 59. P. 197—248.

Swofford D. L. PAUP* Phylogenetic analysis using parsimony (and other methods). Beta version 10. Sunderland, 2002.

Takhtajan A. L. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 643 p.

Thorn R. F. Classification and geography of the flowering plants // Bot. Rev. 1992. Vol. 58. N 3. P. 225—348.

Thorn R. F. The Classification and geography of the flowering plants: Dicotyledons of the class Angiospermae // Bot. Rev. 2000. Vol. 66. N 4. P. 441—647.

Uhl C. H. Cytotaxonomic studies in subfamilies *Crassuloideae*, *Kalanchoideae*, and *Cotyledonoideae* of *Crassulaceae* // Amer. J. Bot. 1948. Vol. 35. P. 695—706.

Uhl C. H. Chromosomes and phylogeny of the *Crassulaceae* // Cact. Succ. J. Amer. 1963. Vol. 35. P. 80—84.

Uhl C. H. Chromosomes, hybrids and ploidy of *Sedum cremnophila* and *Echeveria linquifolia* (*Crassulaceae*) // Amer. J. Bot. 1976. Vol. 63. P. 806—820.

Uhl C. H. The hybrid origin of *Echeveria* 3 *Sayulensis* // Cact. Succ. J. 1989. Vol. 61. P. 279—284.

Uhl C. H. Chromosomes and hybrids of *Echeveria* (*Crassulaceae*) I // Haseltonia. 1994. Vol. 2. P. 79—88.

Wen J., Zimmer E. A. Phylogeny and biogeography of *Panax* L. (the ginseng genus, *Araliaceae*): Inferences from ITS sequences of nuclear ribosomal DNA // Mol. Phylog. Evol. 1996. Vol. 6. N 2. P. 167—177.

SUMMARY

Results of phylogeny reconstruction in the family *Crassulaceae* based on comparisons of 158 ITS rDNA sequence are presented. Data on the spacer transcript secondary structures, complex evolutionary modesl and methods of maximum likelihood, neighborhood-joining and bayesian inference were used to build phylogenetic trees. The first family-level phylogeny based on nuclear genome confirmed discrepancy between traditional taxonomy of the family (Berger, 1930) largely based on phenotypic features and biogeographical data and evolutionary relationships. We show that the family is composed of at least 8 significant clades of which only one, «Crassula», corresponds to subfamily in Berger's system. The clades «Acre», «Aeonium», «Sempervivum» and «Kalanchoe» include representatives of several subfamilies while three clades, «Rhodiola», «Hylotelephium» and *Umbilicus* show little affinity to each other apart from the fact that they are classified there in the subtribe *Telephiinae*.

Analyses of a large number of *Sedum* s. str. sequences established a divergence between American and Eurasian species of the genus and showed high level of polyphyly in the genus.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.736

© М. Ю. Гончаров, Г. П. Яковлев, М. Н. Повыдыш

ОБЗОР ТРИБЫ *SWARTZIEAE* S. L. (*FABACEAE*)

M. Yu. GONCHAROV, G. P. YAKOVLEV, M. N. POVYDYSH.

A REVIEW OF THE TRIBE *SWARTZIEAE* S. L. (*FABACEAE*)

Санкт-Петербургская химико-фармацевтическая академия
197322 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 14
Поступила 19.09.2007

Дана краткая характеристика трибы *Swartzieae* s. l. Описана новая триба *Aldineae* M. Gonczarov et Yakovl. на основе подтрибы *Aldiniinae* M. Gonczarov et Yakovl. Приведены описания и изображения представителей триб *Swartzieae* s.str., *Aldineae* и *Lecointeeae*, а также карты их распространения.

Ключевые слова: *Swartzieae* s. str., *Aldineae*, *Lecointeeae*, новая триба, карты распространения родов.

Обзор посвящен очень своеобразной архаичной трибе шварциевых *Swartzieae* DC. s. l. (*Fabaceae*). Эта систематическая группа, согласно сводке «Legumes of the World» (2005),[1] включает в себя 17 родов и примерно 270 видов — *Aldina* Endl. (около 20 видов), *Amburana* Schwake et Taub. (3), *Ateleia* Benth. (17—20), *Baphiopsis* Benth. ex Baker (1), *Bobgunnia* Kirkbride et Wiersema (2), *Bocoa* Aubl. (3), *Candolleodendron* Cowan (1), *Cordyla* Lour. (5—7), *Cyathostegia* (Benth.) Schery (1), *Dupuya* Kirkbride (2), *Exostyles* Schott (4), *Harleyodendron* Cowan (1), *Holocalyx* Micheli (1), *Lecointea* Ducke (8), *Trischidium* Tul. (4), *Zollernia* Nees (12—14), *Mildbraediodendron* Harms (1), *Swartzia* Schreb. (около 190).[2] Вопросы об объеме, структуре трибы и ее филогении традиционно являлись (и остаются до сих пор) одними из самых сложных в систематике бобовых. Трудности изучения традиционно связывают с редкостью большинства таксонов, труднодоступностью их местонахождений (и соответственно скудостью гербарных коллекций), а также явной морфологической неоднородностью трибы и «несхожестью» ее представителей с большинством прочих мотыльковых. Лишь начиная с 1980-х годов произошел определенный «прорыв» в изучении трибы. Это связано с активной работой экспедиций в ранее труднодоступных регионах (в частности, в районах Амазонии и Гвианского плоскогорья), а также с развитием новых методов в систематике, в частности молекулярно-генетических. Вследствие этого в последние десятилетия был предложен ряд предварительных систем этой группы, но многие вопросы далеки от разрешения.

После выхода в свет «Legumes of the World» (2005) стало очевидным, что в «стандартном» широком понимании триба шварциевых представляет комплекс независимых филетических линий. Общее между ними, скорее всего, состоит в том, что все они относятся к весьма архаичным мотыльковым (*Faboideae*), которые с легкой руки авторов «Legumes of the World» принято называть basal papilionoids (базальные мотыльковые). Иначе говоря, не будучи в прямом вертикальном родстве, все линии шварциевых наряду со значительной частью представителей *Sophoreae* Spreng ex DC. s.l. произошли от каких-то неизвестных ныне *Palaeofabaceae* (возможно, парафилетически) и, скорее всего, представляют сестринские группы.

---

[1] Подробнее об этой книге см. обзор Г. П. Яковлева (2007).

[2] Перечень родов приводится по сводке «Legumes of the World» (2005). Взгляд авторов на систематику трибы излагается ниже.

Ныне, как сказано, к *Swartzieae* s. l. относят 17 родов, прародиной которых, несомненно, является древний континент, точнее, субконтинент Гондвана. Эти роды будут ниже охарактеризованы и распределены по нескольким таксонам, которым мы придали ранг самостоятельных триб.

Представления об объеме трибы и ее систематическом положении, как сказано, в разное время менялись и во многом остаются спорными и в настоящем. Впервые *Swartzieae* были выделены A. P. de Candolle в 1825 г. в виде группы, равной по рангу мотыльковым, мимозовым и цезальпиниевым.[3] E. Corner (1951), исследуя семена бобовых, в своей классической работе высказался за подсемейственный ранг шварциевых (у него впервые появляется название *Swartzioideae*). G. Bentham (1865) рассматривал шварциевые как трибу, идущую сразу за *Caesalpinioideae* в составе подсем. *Faboideae*. В конце XIX в. шварциевые в ранге трибы были помещены в подсемейство цезальпиниевых (Taubert, 1891). Эта точка зрения в XX в. была поддержана R. Cowan (Cowan, 1968), но позднее на основании анализа морфологических, анатомических, фитохимических и других признаков положение трибы в составе *Faboideae* стало общепризнанным и практически не оспаривается (Hutchinson, 1964;[4] Cowan, 1981; Polhill, 1981; Яковлев, 1991).

Относительно положения трибы в подсем. *Faboideae* существует два основных мнения. Так, R. Polhill (1981) помещает трибу *Swartzieae* в основание филемы мотыльковых и непосредственно из нее выводит трибу *Sophoreae* Speng. ex DC. Напротив, Г. П. Яковлев (1991) считает, что предковые шварциевые достаточно рано отделились от неких *Palaeofabaceae* и являются сестринской группой по отношению к «палеософороидам» (*Palaeosophoreae*).

Представители трибы *Swartzieae* s. l. — неколючие кустарники или деревья, изредка весьма крупные (например, единственный вид африканского рода *Mildbraediodendron* достигает иногда 60 м). Прилистники чаще всего имеются, но могут отсутствовать (возможно, рано опадают). Характерны непарноперистосложные (от 2—3 пар листочков до многолисточковых),[5] тройчатосложные (редко), однолисточковые или даже простые[6] (роды *Zollernia*, *Lecointea*) листья.

Цветки собраны в кистевидные или метельчатые соцветия. Характерной особенностью большинства представителей трибы является цельная в бутоне чашечка, разрывающаяся при распускании на неправильные (реже правильные) сегменты, которые затем чаще всего закручиваются и нередко рано опадают.[7] Исключение — род *Lecointea*, имеющий цельную пятизубчатую купуловидную чашечку. Типы венчика довольно разнообразны. Цветки с пятичленным венчиком (роды *Aldina*, *Exostyles*, *Lecointea*, *Zollernia*) чаще лишь слегка неправильные. Нередко венчик состоит из единственного лепестка (*Bocoa*, *Candolleodendron*, *Swartzia*, *Amburana*, *Cyatostegia*, некоторые представители *Ateleia*).

---

[3] Вместе с мотыльковыми шварциевые составили группу *Curviembriae*, в противоположность цезальпиниевым и мимозовым (*Rectembriae*).

[4] У J. Hutchinson (1964) — шварциевые как подсемейство, но в сем. *Fabaceae* s. str. (другие семейства *Caesalpiniaceae* и *Mimosaceae*).

[5] У некоторых представителей трибы (прежде всего виды рода *Aldina*) листья, скорее всего парноперистосложные, но за счет очередного расположения листочков возникает иллюзия непарноперистосложности.

[6] По-видимому, вторично простые.

[7] У некоторых представителей трибы (род *Exostyles*) чашечка разрывается при прорастании из бутона столбика. Этот факт и послужил основанием для латинского названия рода.

В процессе флорального онтогенеза у видов *Swartzia* изначально закладывается только один примордиальный бугорок, соответствующий флагу у классического мотылькового цветка (адаксиальный лепесток). Это же характерно и для однолепестных представителей *Ateleia* (Tucker, 2002). У пятилепестных родов, таких как *Exostyles*, *Lecointea* и *Zollernia*, адаксиальный лепесток закладывается в последнюю очередь.

Для шварциевых характерно значительное разнообразие числа тычинок. Их либо 10 (*Exostyles*, *Lecointea*, *Zollernia* (у представителей последнего рода число тычинок может варьировать от 9 до 13)), либо они многочисленные (у видов *Bocoa*, *Aldina*, *Cyathostegia* до нескольких десятков, у некоторых видов *Swartzia* и *Cordyla* — до 150). Большинство представителей рода *Swartzia* имеет диморфный андроцей, тычинки у них 2 типов: более короткие и более длинные. Исследования флорального онтогенеза показали, что полиморфный андроцей формируется в результате деятельности особых кольцевых меристем, причем изначально закладывается большое количество примордиальных бугорков.[8] Было показано также, что более крупные тычинки у *Swartzia* закладываются независимо от более мелких (Tucker, 2003). Следует отметить, что помимо видов *Swartzia* кольцевые меристемы были найдены также у представителей родов *Baphiopsis*, *Cyathostegia* и *Ateleia*. У представителей первых двух родов число тычинок в результате деятельности таких меристем достигает 20—40, однако для видов рода *Ateleia* характерно 6—10 тычинок.

Любопытно отметить, что в пределах сем. *Fabaceae* s. l. помимо шварциевых кольцевые меристемы встречаются у некоторых представителей подсемейства цезальпиниевых, относящихся к трибе *Detarieae* (*Microberlinia*, *Monopetalanthus*, *Aphanocalyx* и др.). Цветки представителей этих родов внешне в определенной степени напоминают цветки шварциевых (один лепесток, сходная форма чашечки), однако увеличения числа тычинок у них не наблюдается.[9]

Тычиночные нити у представителей трибы чаще всего голые, реже опушенные, иногда весьма густо.[10] Пыльники расположены базально или дорсально, причем их расположение — важный диагностический признак.

Завязь у шварциевых обычно располагается на ножке-гинофоре различной длины. Выдающаяся, крайне редкая у остальных бобовых, особенность некоторых представителей рода *Swartzia*, а также *Aldina insignis* Benth. — апокарпный гинецей из 2—3 пестиков, причем у последнего вида они сидят на одном гинофоре.

Плоды (бобы) *Swartzieae* s. l. характеризуются значительным морфологическим разнообразием. Бобы представителей родов *Swartzia*, *Bocoa*, *Aldina* имеют твердый, плотный, нередко сильно одревесневающий перикарпий, с хорошо заметными чечевичками. Напротив, для *Zollernia*, *Lecointea*, *Exostyles*, за редким исключением, характерны плоды с кожистым или мясистым перикарпием. Форма плодов также весьма разнообразна; от почти шаровидных, эллиптических, продолговатых до линейных. Плоды часто крупные, односемянные или семян немного (2—4), реже многосемянные.

---

[8] У мимозовых, также имеющих полимерный андроцей, изначально закладывается 10 примордиальных бугорков, которые в процессе морфогенеза цветка расщепляются.

[9] Интересно отметить также, что I. K. Ferguson и J. H. Skvarla (1991) в палинологической работе, посвященной *Swartzia* и *Aldina*, показали, что строение пыльцы этих двух родов весьма сходно с пыльцой некоторых представителей *Detarieae*.

[10] У единственного представителя бразильского рода *Harleyodendron* тычинки соединяются друг с другом за счет волосков тычиночных нитей, вследствие чего возникает визуальное ощущение их сростности.

Семена нередко значительные по размерам, с твердой или хрупкой спермодермой. Характерной особенностью для семян *Swartzieae* является наличие у многих из них выраженного сухого или мясистого гребенчатого ариллуса, обычно ярко окрашенного (желтого, красного или черного). Фуникулус (семяножка) обычно хорошо заметен, а у одного из представителей рода *Bocoa* (*B. prouacensis* Aubl.) может достигать в длину до 3 м, что, по-видимому, является рекордом растительного мира.

Семена, по крайней мере, у части представителей трибы имеют значительные отличия от семян большинства исследованных мотыльковых. Еще Corner (1951) в своей классической работе, посвященной семенам бобовых, на основании изучения семян *Swartzia pinnata* Benth., культивировавшегося в ботаническом саду Сингапура, вообще предложил выделить трибу в отдельное подсем. *Swartzioideae*. Этот вывод он сделал на основании таких признаков, как тонкая оболочка семени, не имеющая слоя механических клеток типа «песочных часов», а также отсутствие скопления трахеид под основанием рубчика.[11]

Характерной особенностью некоторых родов шварциевых s. l. является наличие у них так называемых «переросших семян», или «overgrown seeds» (термин впервые появился у Corner (1951)). Характерными особенностями таких семян являются их значительные размеры (часто они даже определяют форму плода) и слабо развитая недифференцированная семенная кожура без мальпигиевых клеток и клеток-«песочных часов». Однако, по мнению C. R. Gunn (2003), особой систематической «ценности» эта особенность даже на уровне родов не имеет.

Таким образом, при изучении морфологических особенностей представителей трибы s.l. становится заметной их значительная неоднородность. Поэтому в 1990-е годы по мере накопления гербарного материала, а также в связи с появлением новых методов исследования представления об объеме и структуре ранее единых шварциевых претерпели значительные изменения.

В 1994 г. Polhill впервые разделил единую ранее трибу *Swartzieae* на 4 неформальные группы (groups): *Swartzia* group, *Aldina* group, *Lecointea* group и *Ateleia* group (в последнюю группу вошли роды *Ateleia*, *Cyathostegia* и *Amburana*, ранее чаще всего относившиеся к трибе *Sophoreae* s. l.), причем их таксономический ранг не был обозначен (Polhill, 1994). В 1995 г. P. S. Herendeen на основании кладистического анализа морфологических данных подтвердил неоднородность трибы (Herendeen, 1995). Им были выделены 2 клады (clade): шварциоидная (swartzioid clade) и лекойнтеоидная (lecointeoid clade). Эта клада считается, согласно Herendeen, более продвинутой с эволюционной точки зрения и включает роды *Lecointea*, *Exostyles*, *Harleyodendron*, *Zollernia*, а также *Holocalyx* (этот род также был перенесен из *Sophoreae*). На основании данных, полученных методами молекулярно-генетической систематики (анализ *trnL* участка хлоропластного генома), H. Ireland с соавт. (Ireland et al., 1999) подтвердили эту точку зрения и показали близость некоторых представителей лекойнтеоидной клады (*Exostyles* и *Harleyodendron*) к некоторым дальбергиодным родам, т.е. родам из трибы *Dalbergieae* Bronn ex DC. (прежде всего *Vatairea* Aubl. и *Vataireopsis* Ducke).

В книге «Legumes of the World» триба *Swartzieae* s. l. формально сохранена в классическом объеме, но в ее пределах обозначены 4 клады. Одна из них, являющаяся, скорее всего, наиболее архаичной среди существующих, ныне мотыльковых, включает роды *Swartzia*, *Bobgunnia*, *Bocoa* и *Candolleodendron*. Близкой к ней в филогенетическом отношении, но более продвинутой является клада, включающая *Trischidium*, *Ateleia* и *Cyathostegia*. Базальное положение в системе мотыльковых занимает также «aldinoid clade», состоящая из родов *Aldina*, *Cordyla*, *Mildbraediodendron* и *Amburana*. Основным отличием ее от вышеперечисленных клад является отсутствие в хлоропластной ДНК обращенного повтора протяженностью 50 тыс. пар нуклеотид. Эту кладу сближают с некоторыми базальными софороидными родами (*Dussia*, *Myrocarpus*, *Myroxylon*, *Myrospermum*), у которых этот повтор также отсутствует.

---

[11] Следует отметить, однако, что вышеперечисленные признаки были выявлены J. H. Kirkbride, J. H. Wiersema (1997) у двух африканских видов рода *Swartzia*, что, в частности, послужило одной из причин выделения их в особый род.

Четвертую филетическую линию шварциевых составляют члены так называемой «lecointeoid clade» (Herendeen, 1995). Ряд представителей этой группы (*Zollernia*, *Lecointea*, *Holocalyx*) считается наиболее близкими к софороидным родам *Uribea* и *Calia*. Роды *Exostyles* и *Harleyodendron* сближаются с дальбергиоидными родами, прежде всего *Vatairea* Aubl. и *Vataireopsis* Ducke. Однако V. Mansano et al. (2004) на основании морфологических и молекулярных данных показали, что все «лекойнтеоиды» значительно более близки между собой, чем к дальбергиоидам. Была также подтверждена близость «лекойнтеоидов» к *Uribea*.

Таким образом, данные, полученные при изучении представителей трибы *Swartzieae* s.l., свидетельствуют об ее неоднородности. Учитывая все эти данные, а также на основании собственного анализа гербарных и карпологических образцов представителей *Swartzieae* s. l., мы посчитали целесообразным разделить этот таксон на три независимые трибы, которые занимают среди мотыльковых различное положение (Гончаров, Яковлев, 2005).

КЛЮЧ К ОПРЕДЕЛЕНИЮ ТРИБ

1. Пыльники дорсальные, листочки цельнокрайние, тычинки многочисленные, уни- и диморфные, плод с деревянистым перикарпием 2

1+. Пыльники базальные, листочки зубчатые, реже цельнокрайние, тычинок обычно 10, плод с кожистым перикарпием . . . . *Lecointeeae*

2. Цветок резко зигоморфный, однолепестный (реже безлепестный), тычинки часто диморфные, гипантий отсутствует или малозаметен . . . . *Swartzieae* s.str.

2+. Цветок почти правильный, 4—6-членный или безлепестный, тычинки униморфные, гипантий хорошо развит . . . . *Aldineae*

Триба ***Swartzieae*** DC. s. str.

Триба включает 6 родов и порядка 220 видов.

Основной характерной особенностью является чашечка, как правило, цельная в бутоне и разрывающаяся при распускании на несколько неправильных, закручивающихся сегментов. Цветки обычно резко зигоморфные, однолепестные (реже почти правильные, пятичленные или безлепестные). Тычинки чаще многочисленные, от 20—30 (*Cyathostegia*) до 100—150 (некоторые виды *Swartzia*). Плод обычно шаровидной или продолговатой формы, одно- или малосемянный, с хорошо развитым деревянистым перикарпием. Семена достаточно крупные. Характерен бесцветный или окрашенный ариллус.

Триба в целом, скорее всего, является наиболее архаичной из ныне существующих мотыльковых. По ряду признаков занимает промежуточное положение между мотыльковыми и цезальпиниевыми.

Бóльшая часть трибы *Swartzieae* s. str. распространена в тропической зоне Южной Америки. Представители шварциевых произрастают на территории Бразилии, Суринама, Гайаны, Французской Гвианы, Колумбии, Венесуэлы, Эквадора, Перу и

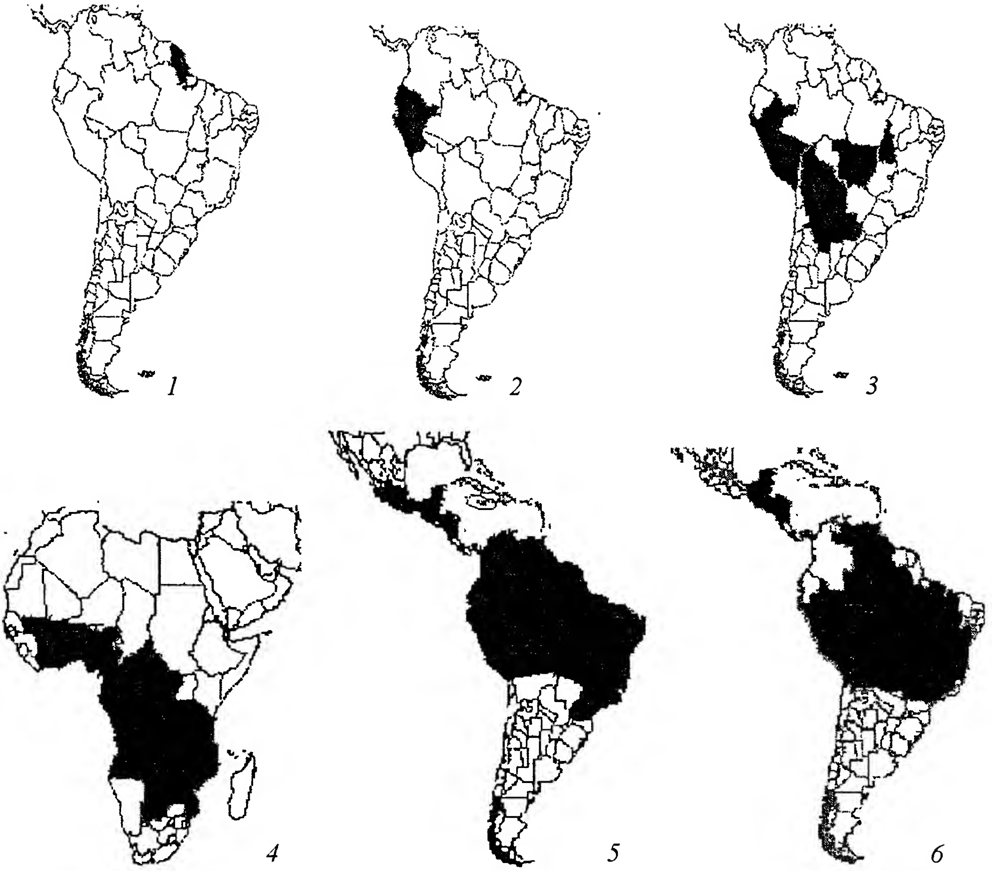


Рис. 1. Карты распространения родов трибы *Swartzieae* s. str.
1 — *Candolleodendron*, *2* — *Cyathostegia*, *3* — *Bocoa*, *4* — *Bobgunnia*, *5* — *Ateleia*, *6* — *Swartzia*.

Боливии. Наибольшее видовое разнообразие характерно для бразильской Амазонии (штаты Пара, Мараньон, Амазонас, Сеара и др.), а также для района Гвианского плоскогорья и Венесуэльской Амазонии. Значительное видовое разнообразие отмечено и на атлантическом побережье Бразилии и ее юго-востоке вплоть до южных штатов Санта-Катарина и Риу-Гранди-ду-Сул. Представители трибы встречаются также в Центральной Америке (от Панамы до Мексики — роды *Ateleia*,[12] *Swartzia*). Некоторые виды родов *Swartzia* и *Ateleia* встречаются на островах Карибского бассейна (Багамские острова, Куба, Тринидад, Ямайка) (рис. 1). Они произрастают во влажных тропических лесах (район Амазонки, влажные приатлантические леса восточной Бразилии), в сезонно-влажных лесах, в разреженных лесах, реже в саваннах. Многие виды встречаются в возвышенных районах (по краям Гвианского плоскогорья, в горных долинах Кордильер), где поднимаются до высоты 600—800 м над ур. м.

Помимо Южной и Центральной Америки представители трибы встречаются и в Африке. Они распространены во влажных тропических лесах, сезонно-влажных тропических лесах и кустарниковых саваннах практически на всей территории Африки южнее Сахары (по-видимому, кроме юго-западной Африки). К сугубо африканским *Swartzieae* s. str. относятся представители рода *Bobgunnia*. Ряд видов культивируется в США (Флорида) и странах Юго-Восточной Азии.

---

[12] Этот род часто относят к трибе *Sophoreae* s. l.

Следы первых представителей «Palaeoswartzieae» (*Swartziodendron*) были обнаружены в породах, относящихся к раннему Третичному периоду на территории современной Северной Америки (Axelrod, 1992). Эволюционная линия каких-то шварциевых, очевидно, выделилась еще во времена достаточно тесного контакта Африки и Южной Америки. Скорее всего, это событие произошло еще до окончательного «развода» Африки и Южной Америки, поскольку на территории Африки обитают 2 вида рода *Bobgunnia*.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ ТРИБЫ *SWARTZIEAE* S. STR.

1. Чашечка цельная, купуловидная 2
1+. Чашечка в бутоне цельная, при распускании разрывается на неправильные сегменты 3
2. Тычинок 6—10, боб продолговатый, часто четковидный или уплощенный и тогда крылатый. Растения Южной и Центральной Америки . . . . *Ateleia*
2+. Тычинок 20—30, боб слегка изогнутый. Эндемик Перу . . . . *Cyathostegia*
3. Тычинки обычно диморфные 4
3+. Тычинки униморфные 5
4. Листочки супротивные, единственный лепесток белый, желтый, оранжевый, редко фиолетовый. Растения Южной и Центральной Америки . . . . *Swartzia*
4+. Листочки очередные, единственный лепесток желтый. Растения Африки . . . . *Bobgunnia*
5. Бутоны эллиптические, единственный лепесток белый, рано опадающий, боб шаровидный или эллиптический . . . . *Bocoa*
5+. Бутоны продолговатые, единственный лепесток желтый, остающийся, боб продолговатый . . . . *Candolleodendron*

Род *SWARTZIA* Schreb. (1791)

Наиболее крупный род трибы, включает порядка 190 видов. Назван в честь шведского ботаника O. P. Swartz (1760—1818).

Представители рода — от небольших кустарников до деревьев до 30 м выс. Листья непарноперистосложные, реже 1-листочковые. Прилистники различных форм и размеров. Соцветия — простые или метельчатые. Лепесток один, обычно с хорошо выраженным ноготком, белый, желтый, желто-оранжевый, редко фиолетовый.[13] Тычинки многочисленные, от 20—30 до 150. Характерной особенностью рода является диморфность тычинок: часть из них (2—25) более длинные (о механизме формирования диморфных тычинок см. выше).[14] Тычиночные нити обычно достаточно сильно изогнуты. Завязь обычно на гинофоре, чаще всего слегка изогнутая, в большинстве случаев опушенная. У нескольких видов развивается 2 пестика на одном гинофоре. Боб от одно- до многосемянного; продолговатый, эллиптический, яйцевидный, округлый или четковидный. Перикарпий деревянистый, реже кожистый. Семя довольно крупное, асимметричное, яйцевидное, квадратное, почковидное, или округлое. Поверхность гладкая, одноцветная или пестрая. Характерен мясистый или сухой, бесцветный или окрашенный ариллус (рис. 2).

Большинство представителей рода распространено на территории бразильской Амазонии (штаты Амазонас, Пара, Рорайма, Мараньон, Акре) и на прилегающих

---

[13] Иногда лепестков 2 или они отсутствуют.

[14] Недавно B. Thorke (2005) описал из бразильского штата Акре вид с триморфными (!) тычинками, часть из которых стерильна.

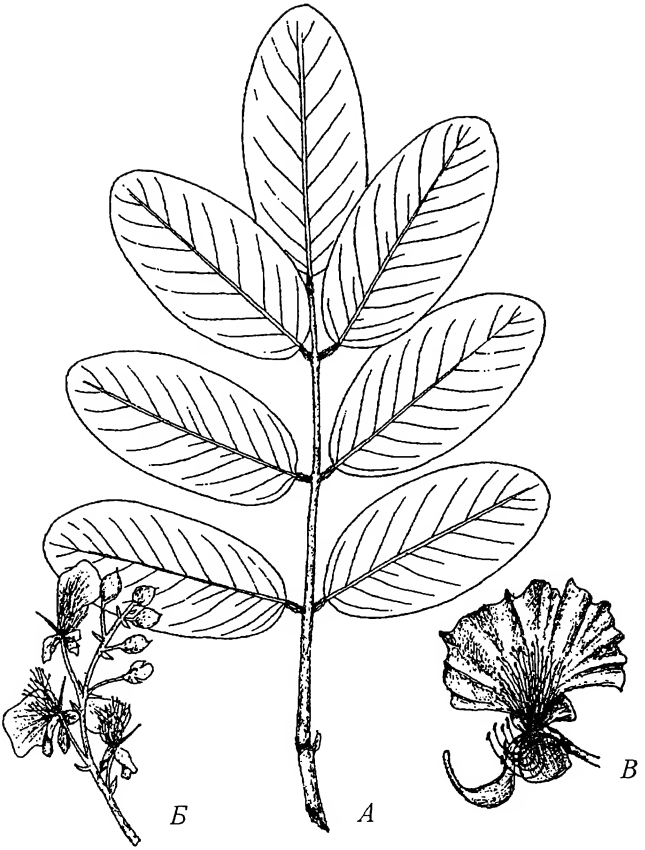


Рис. 2. *Swartzia panacoco* Benth.
А — часть побега, *Б* — соцветие, *В* — цветок.

к ней территориях Венесуэлы, Гайаны и др. Широко распространены представители *Swartzia* также на востоке и юго-востоке Бразилии (штаты Байя, Гуанабара, Сан-Паулу, Минас-Жерайс и др.). Ряд видов (порядка 10) распространены в Центральной Америке (от Панамы до границы мексиканских тропиков) и на островах Карибского бассейна.

Обитают эти растения во влажных (преимущественно) и переменновлажных тропических лесах, в кустарниковых саваннах, часто по берегам рек или по горным склонам.

Ряд представителей рода используется в качестве источника древесины. Древесина прочная, часто тяжелее воды, устойчива к гниению, но плохо поддается обработке. Используется для изготовления мебели, паркета, а также как фальсификат черного дерева. Листья и плоды некоторых видов используются в традиционной медицине народов Южной Америки.

Классическая обработка рода была выполнена R. S. Cowan (1968) для «Flora Neotropica». Cowan разделил род на 2 секции и ряд подсекций на основании особенности строения и типа соцветий, особенностей строения завязи, рыльца и плода. В настоящее время преобладает мнение (Thorke, 2005; Legumes of the World, 2005), что род является искусственным и должен быть разделен на ряд родов, однако данная работа еще не проведена.

Род *BOBGUNNIA* J. H. Kirkbride et Wiersema (1997)

Род описан в 1997 г. и включает 2 африканских вида, ранее относившихся к *Swartzia*. Род назван в честь известного американского ботаника Dr. Charles Robert «Bob» Gunn (р. 1929).

Деревья до 30 м выс. Листья непарноперистосложные, листочки очередные (!), что является важным отличием от южноамериканских *Swartzia*. Листочки эллиптические, продолговатые, яйцевидные. Соцветия кистевидные, или цветки находятся по 1—4 в пучках на верхушке побегов текущего года. Чашечка при распускании разрывается на 2—3 почти правильных сегмента. Лепесток 1, белый, золотисто опушенный, с четко выраженным ноготком. Тычинки многочисленные, диморфные, завязь на гинофоре. Плод невскрывающийся многосемянный, линейный, прямой или изогнутый. Наружная поверхность шероховатая.

Мезокарп утолщенный, губчатый, с крупными каналами, заполненными слизеподобным веществом (признак, по-видимому, не встречающийся у остальных бобовых!). Семя асимметричное, почковидной или продолговатой формы. Семенная кожура голая, гладкая, коричневая или темно-красная. В отличии от представителей рода *Swartzia* в семенной кожуре *Bobgunnia* обнаруживается слой клеток-«песочных часов», а также скопление трахеид под основанием рубчика, что является признаком, характерным для мотыльковых.

Один вид (*B. fistuloides* (Harms) Kirkbride et Wiersema) распространен в Западной Африке. Другой вид (*B. madagascariensis* (Desv.) Kirkbride et Wiersema) произрастает в Восточной и Юго-Восточной Африке южнее Судана (на Мадагаскаре, несмотря на название, вид не встречается). Местообитания обоих видов — влажные и переменновлажные тропические леса, а также кустарниковые саванны.

Древесина используется как строительный материал для изготовления мебели и как топливо. Плоды и семена содержат сапонины и применяются местным населением как яд для рыб (при рыбной ловле), а также в медицине как противогрибковое средство. Листья и плоды ядовиты для домашних животных. *B. madagascariensis* культивируется в США, ЮАР и на островах Индийского океана как декоративное.

В целом род близок к южноамериканским *Swartzia*, но по ряду признаков (особенности плода и семян) более продвинут.

Род *BOCOA* Aubl. (1775)

Небольшой южноамериканский род, включающий 3 вида. Название происходит от местного имени одного из видов (*B. prouacensis*) — «Bois Boco».

Деревья до 30 м выс. Древесина часто обладает неприятным запахом. Листья непарноперистосложные. Листочки очередные, продолговатые, яйцевидные, чаще голые или слегка опушенные. Соцветия кистевидные, или цветки собраны в пучки. Цветки мелкие, чашечка при распускании разрывается на 3—4 сегмента неправильной формы, сильно закрученные. Лепесток 1, часто рано опадающий, белого цвета, голый, с выраженным ноготком. Тычинок 10—30, униморфны. Плод асимметричный, эллиптический, яйцевидный или почти шаровидный, чаще односемянный. Наружная поверхность зеленоватая или красноватая, голая (в этом случае ямчатая) или опушенная. Мезокарп деревянистый. Семя асимметричное, продолговатое или яйцевидное, часто сплюснутое. Ариллус сочный, белый.

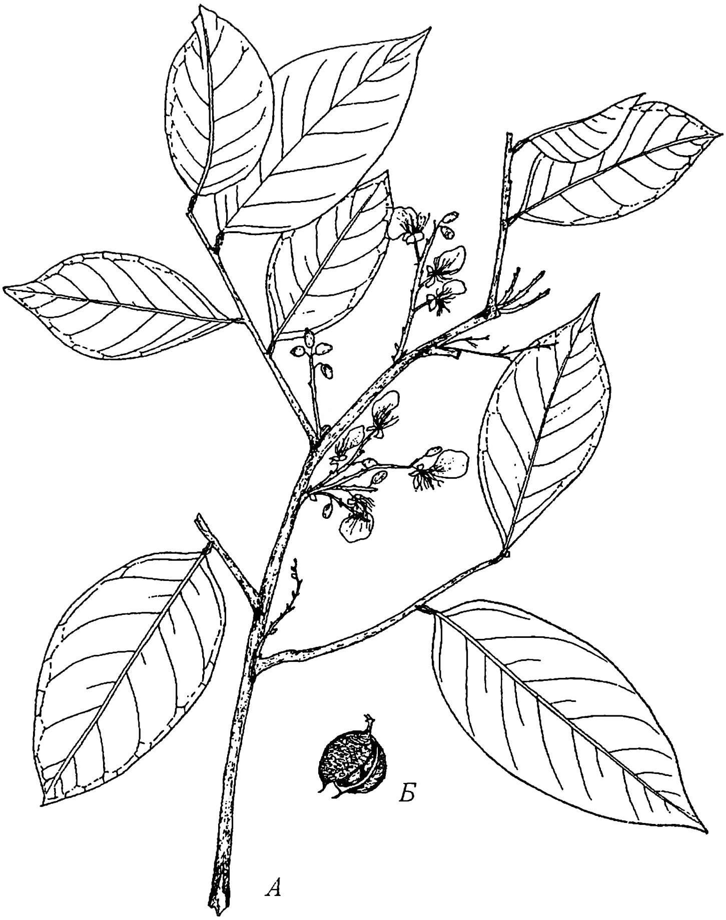


Рис. 3. *Bocoa alterna* (Benth.) Cowan.
А — цветущая ветвь, *Б* — плод.

2 вида произрастают в Бразилии (штаты Амазонас, Пара, Мараньон), еще один вид (*B. prouacensis*) обитает в Суринаме и Французской Гвиане во влажных тропических приамазонских лесах, а также кустарниковых саваннах (рис. 3).

Используется как источник древесины для изготовления мебели и музыкальных инструментов, а также, по мнению индейцев Амазонии, обладает магическими свойствами и используется в религиозных обрядах.

Род, бесспорно, близок к *Swartzia* и относится к той же кладе. Ревизия рода была проведена Cowan (1974), который высказал мнение о неоднородности рода.

Род *CANDOLLEODENDRON* Cowan (1966)

Монотипный род, описанный сравнительно недавно Cowan (1966) и названный в честь A. P. deCandolle (1778—1841).

Единственный вид *C. brachystachyum* (DC.) Cowan представляет собой небольшое дерево высотой 3—7 м. Листья непарноперистосложные. Листочки явственно двуцветные (с нижней стороны значительно светлее, чем с верхней), эллиптические. Соцветия кистевидные, наблюдается рамифлория. Чашечка при распускании разрывается на 4 более или менее неправильных закручивающихся сегмента. Лепесток 1, желтого цвета, голый, с выраженным ноготком. Тычинки многочисленные, униморфные. Боб продолговатый или яйцевидный, односемянный. Наружная поверхность голая, шершавая, коричневая или красновато-коричневая. Семя асимметричное. Поверхность гладкая, красно-коричневая, шершавая. Ариллус мясистый, занимающий до половины семени, красновато-коричневый.

Распространен во Французской Гвиане и в устье Амазонки. Произрастает во влажных приамазонских лесах.

Cowan выделил этот род из рода *Swartzia*. Считается очень близким к *Swartzia* и *Bocoa*.

Род *ATELEIA* (Moc. et Sesse ex DC.) Benth. (1837)

Род включает в себя порядка 20 видов. Название происходит от греческого слова, указывающего на отсутствие лепестков.

Кустарники или небольшие деревья. Листья непарноперистосложные. Листочки эллиптические, продолговатые или яйцевидные. Цветки мелкие, собраны в кистевидные соцветия. Чашечка неразрывающаяся (!), с 5 небольшими зубцами. Лепесток 1, с явно выраженным ноготком, белый, изредка сиреневатый или светло-фиолетовый. Тычинок 6—10. Боб продолговатый, часто четковидный или уплощенный и тогда крылатый. Наружная поверхность волосистая, от желтого до коричневого цвета. Мезокарпий тонкий, губчатый или бумажистый. Семя асимметричное, сплющенное, почковидное или С-образное. Поверхность гладкая от красно-коричневого до черного цвета. Ариллус сухой, кольцевой (rim-aril), белого цвета.

Бóльшая часть видов распространена в Мексике, Центральной Америке и на островах Карибского бассейна (Куба, Ямайка, Багамские острова, Тринидад и др.). 2 вида произрастают в Южной Америке (от Венесуэлы до северной Аргентины). Характерными местообитаниями являются тропические и субтропические переменновлажные леса, кустарниковые саванны, ксерофитные сообщества.

Род традиционно включали в трибу *Sophoreae* s.l., однако в 1994 г. Polhill перенес его в *Swartzieae*.

Род *CYATHOSTEGIA* (Benth.) Schery (1950)

Монотипный род. Название происходит от греческого слова, передающего форму чашечки.

Кустарник или небольшое дерево. Листья непарноперистосложные. Листочки очередные, яйцевидные или продолговато-ланцетные, обычно шелковистые. Цветки собраны в кистевидные соцветия. Чашечка неразрывающаяся (!), купуловидная, с 5 небольшими зубцами. Лепесток 1, белого цвета, с выраженным ноготком. Тычинок 20—30, варьирующих по длине. Плод асимметричный, плосковатый, слегка изогнутый. Наружная поверхность плода коричневая или оранжевая, опушенная. Мезокарпий бумажистый. Семя асимметричное, почковидное, сплюснутое. Наружная поверхность гладкая, коричневого цвета. Ариллус сухой, кольцевой, коричневый (рис. 4).

Произрастает по долинам Анд в южном Эквадоре и северном Перу. Растет в переменно-влажных кустарниковых саваннах, предпочитая скалистые склоны.

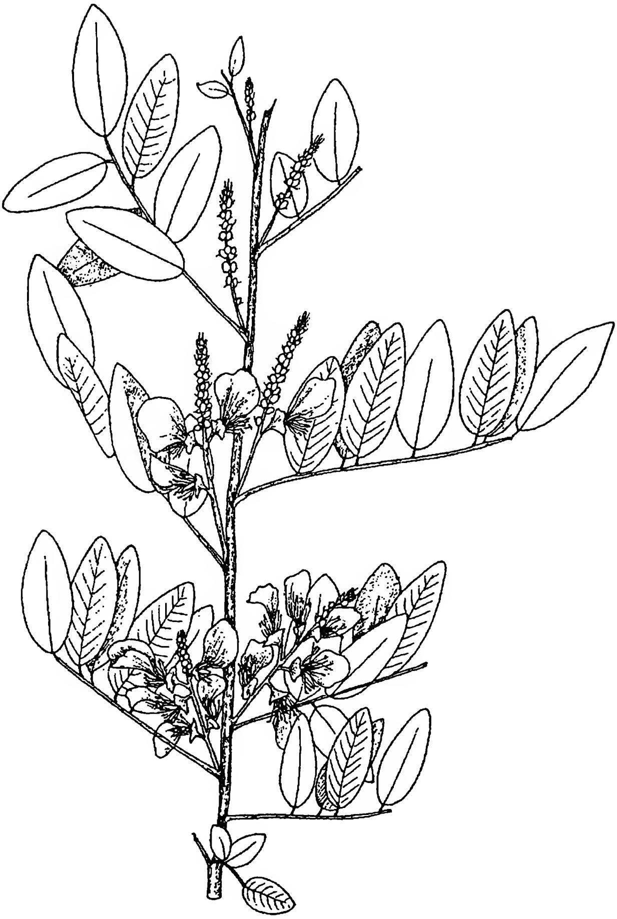


Рис. 4. *Cyathostegia mathewsii* (Benth.) Schery.

Род (после выделения в отдельный таксономический ранг) включали в трибу *Sophoreae* s.l. В 1994 г. Polhill перенес его в *Swartzieae*.

Триба *Aldineae* M. Gonczarov et Yakovl. stat. nov.

Basionymum: Tribus *Swartzieae* s.l. subtrib. *Aldiniinae* M. Gonczarov et Yakovl. (2006)

TYPUS: *Aldina* Endl.

Polhill (1994) выделил из *Swartzieae* s.l. отдельную неформальную группу, включающую род *Aldina*, а также африканские роды *Cordyla* и *Mildbraediodendron*. Дальнейшие исследования (как морфолого-анатомические, так и молекулярно-генетические) в целом подтвердили эту точку зрения (Herendeen, 1995; Ireland et al., 1999). Мы выделили род *Aldina* в отдельную монотипную подтрибу *Aldiniinae* M. Gonczarov et Yakovlev (Гончаров, Яковлев, Повыдыш, 2006). Однако, учитывая тот факт, что данная группа представляет самостоятельную базальную эволюционную ветвь, сохранившую ряд признаков, характерных как для архаичных мотыльковых, так и цезальпиниевых, и весьма обособленную от остальных шварциевых,

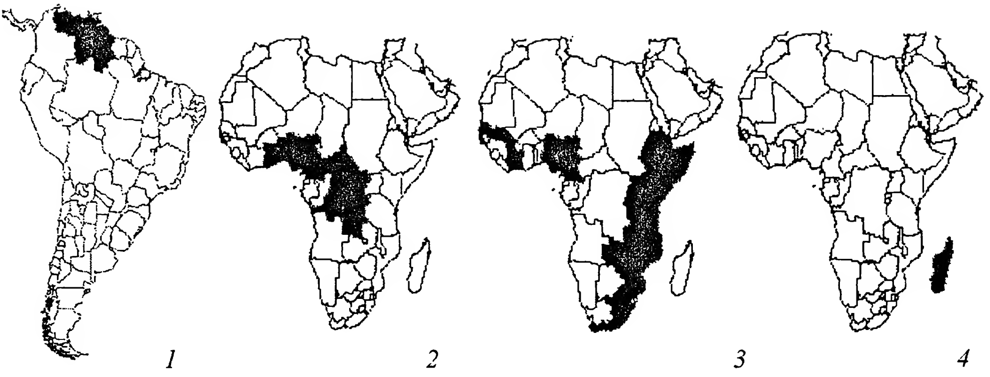


Рис. 5. Карты распространения родов трибы *Aldineae*.
1 — Aldina, 2 — Mildbrae diodendron, 3 — Cordyla, 4 — Dupuya.

в настоящей статье мы решили придать подтрибе *Aldiniinae* статус трибы, а также включить в ее состав роды *Cordyla* и *Mildbraediodendron*.

По нашему мнению, триба включает 4 рода и около 30 видов.

Эта филогенетическая линия, вероятнее всего, отделилась от «Palaeoswartzieae» практически одновременно с предками представителей *Swartzieae* s. str. Это событие произошло, несомненно, до расхождения Африки и Америки. Об этом свидетельствует тот факт, что большинство родов трибы распространены в Старом Свете (*Cordyla*, *Dupuya*, *Mildbraediodendron*) и лишь *Aldina*[15] является представителем южноамериканской флоры.

Представители трибы — деревья, иногда крупные. Листья непарноперистосложные (крайне редко однолисточковые), чаще с прилистниками. Цветки собраны в кистевидные или метельчатые соцветия, часто укороченные и густые. Цветки довольно крупные, с выраженным гипантием. Чашечка при распускании разрывается на несколько неправильных, закручивающихся долей. Венчик белого цвета, из 4—6 лепестков (*Aldina*) или лепестки отсутствуют (*Cordyla*, *Mildbraediodendron*). Тычинки многочисленные, униморфные, с дорсальными пыльниками. Плод — обычно довольно крупный боб округлой, продолговатой или яйцевидной формы с сильно одревесневающим (*Aldina*) или сочным, мясистым (*Cordyla*, *Mildbraediodendron*) перикарпием.

Род *Aldina* распространен в северной части Южной Америки (наибольшее разнообразие — в районе Гвианского плоскогорья). *Cordyla* и *Mildbraediodendron* распространены в Восточной, Центральной и Западной Африке южнее Сахары (рис. 5).

От трибы *Swartzieae* s. str. отличается слегка неправильным 4—6-членным или безлепестным венчиком и наличием гипантия. От трибы *Lecointeeae* отличается дорсальными пыльниками и многочисленными тычинками.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ ТРИБЫ *ALDINEAE*

1. Лепестков 5 (реже 4—6). Растения Южной Америки . . . . *Aldina*
1+. Лепестки отсутствуют. Растения Африки и Мадагаскара 2
2. Бутоны довольно крупные, продолговато-яйцевидные, тычинок 100—200 3
2+. Бутоны мелкие, шаровидные, тычинок около 20 . . . . *Mildbraediodendron*
3. Семена крупные, без ариллуса и эндосперма. Растения континентальной Африки . . . . . *Cordyla*
3+. Семена мелкие, с ариллусом и эндоспермом. Растения Мадагаскара . . . . *Dupuya*

---

[15] В «aldinoid clade» включают также южноамериканский род *Amburana*.

Род *ALDINA* Endl. (1840)

Род включает порядка 20 видов. Назван в честь итальянского врача и ботаника Tobias Aldinus (XVII в.).

Деревья до 30 м выс. Листья непарноперистосложные или (реже) 1-листочковые. Листочки эллиптические, продолговатые, обратнояйцевидные, обычно опушенные (по крайней мере, с нижней стороны). Цветки собраны в кистевидные соцветия или располагаются пучками. Цветки чаще всего крупные. Чашечка при распускании разрывается на 2—4 сегмента неправильной формы, которые обычно закручиваются. Лепестков 5 (реже 4—6), белого цвета. Тычинки многочисленные, униморфные. Завязь на гинофоре. У некоторых видов (*A. insignis* Benth.) на гинофоре иногда развиваются 2 завязи. Плод обратнояйцевидный, овальный или почти округлый, одно- или малосемянный. Наружная поверхность бугристая, голая или опушенная, коричневая или зеленовато-коричневая. Перикарпий обычно мощный, деревянистый. Семя достаточно крупное, почти округлое, эллиптическое или трехгранное. Ариллус отсутствует (рис. 6).

Центром видового разнообразия является Гвианское плоскогорье: Венесуэла (порядка 80 % видов), Гвиана. Произрастают виды рода также в прилегающих районах бразильской Амазонии (на восток до Манауса) и на востоке Колумбии.

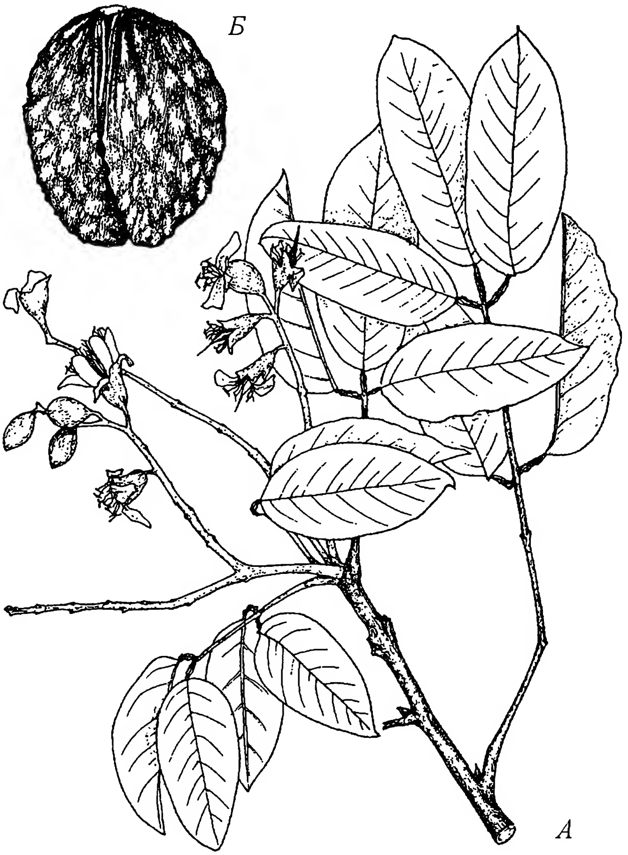


Рис. 6. Представители рода *Aldina*.
А — цветущая ветвь *Aldina kunhardtiana* Cowan, *Б* — плод *A. latifolia* Benth.

Виды *Aldina* обитают во влажных горных тропических лесах (на высоте до 2000 м), по берегам рек (в том числе в затопляемых лесах и районах так называемой «черной воды»), реже в переменновлажных, одревесненных саваннах.

Представители рода имеют локальное значение как источники твердой, прочной древесины, используемой для построек, паркета и т. д.

Классическая ревизия рода была проведена Cowan (1953, 1958, 1961) в серии публикаций, изданных в рамках работы над проектом «Botany of Guiana Highlands» на основании материалов, собранных во время экспедиций американских ботаников J. Kunhardt (1948—1949) и B. Maguire (1951—1953) в район Гвианского плоскогорья. В 1999 г. B. Stergios и Cowan провели ревизию венесуэльских видов для «Flora of Venezuelan Guayana». Помимо описанных на тот момент Stergios и Cowan наметили еще 7 возможных видов, обозначив их литерами без описаний и типификации. Stergios (личн. сообщ.) намеревался обнародовать эти виды в ближайшее время. Однако в настоящий момент у нас нет сведений по поводу того, опубликованы ли эти виды.

Род *CORDYLA* Lour. (1790)

Африканский род, включающий 5 видов. Название происходит от греческого слова cordylos («клубок»), характеризующего особенности плода.

Листопадные деревья, обычно весьма крупные. Листья непарноперистосложные. Листочки линейно-ланцетные или продолговатые, обычно голые, бумажис-

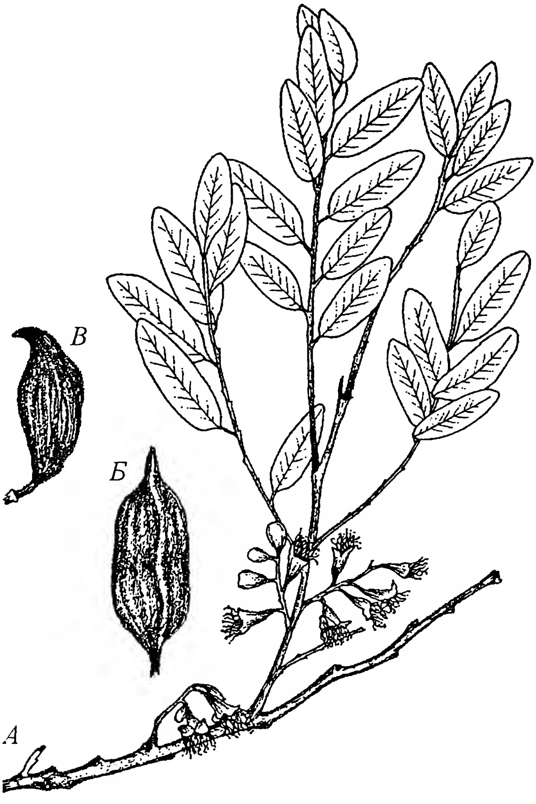


Рис. 7. *Cordyla africana* Lour.
A — цветущая ветвь; *Б*, *В* — плоды.

тые. Цветки собраны в короткие, густые кистевидные соцветия. Чашечка при распускании разрывается на 3—5 неправильных, закручивающихся сегмента. Лепестки отсутствуют. Тычинки многочисленные (обычно 100—200), частично стерильные. Плод почти округлый, яйцевидный или продолговатый. Наружная поверхность бугристая, голая, зеленовато-коричневая или красноватая. Перикарпий обычно сочный. Семя асимметричное, яйцевидное или почковидное. Наружная поверхность голая, гладкая, красноватая. Ариллус отсутствует (рис. 7).

Распространены виды рода в восточной тропической Африке от юга Судана до Мозамбика, а также в Центральной (Заир, ЦАР) и частично в Западной Африке.

Местами произрастания являются переменновлажные листопадные тропические леса и саванны. Часто селятся по берегам рек и на горных склонах.

Представители рода достаточно широко используются как источники древесины (для строительства и топлива), как затеняющие деревья на плантациях тенелюбивых культур. Листья используются в традиционной медицине народов Африки, а сочные плоды используются в пищу человеком и животными.

Род *DUPUYA* Kirkbride (2005)

Включает 2 вида. Назван в честь ботаника D. J. DuPuy.

J. H. Kirkbride (2005) выделил мадагаскарских представителей *Cordyla* в отдельный род *Dupuya*, который помимо географического распространения его представителей отличается от *Cordyla* более мелкими семенами с ариллусом и эндоспермом.

Род *MILDBRAEDIODENDRON* Harms (1911)

Монотипный африканский род, названный в честь немецкого ботаника и исследователя Центральной Африки Gottfried Wilhelm Johannes Mildbraed (1876—1954).

Единственный вид рода *M. excelsum* Harms крупное листопадное дерево, отдельные экземпляры которого достигают высоты 60 м. Листья парно- или непарноперистосложные. Листочки продолговатые или ланцетно-продолговатые, голые. Цветки в коротких, метелковидных пазушных соцветиях. Чашечка при распускании разрывается на 2—3 широких, почти одинаковых, закручивающихся сегмента. Лепестки отсутствуют. Тычинки многочисленные, обычно около 20. Плод шаровидный или яйцевидный, невскрывающийся. Наружная поверхность кожистая, мезокарпий сочный, желеобразный, желтовато-коричневый.

Распространен в Западной Африке (Нигерия, Габон, Бенин, Камерун), а также в Конго, ДР Конго (Заир), Уганде. Произрастает во влажных и переменно-влажных тропических лесах.

Используется как источник твердой, прочной древесины (muyati). Плоды охотно поедаются многими дикими животными (особенно слонами).

Род бесспорно родствен другому африканскому представителю *Cordyla*.

Триба ***Lecointeeae*** M. Gonczarov et Yakovl. (2005)

Lecointea group sensu Polhill (1994)

Впервые группа была обозначена без указания ранга R. Polhill в 1994 г. Ряд дальнейших работ с использованием кладистического анализа на основании морфологических, анатомических, палинологических и молекулярных признаков подтвер-

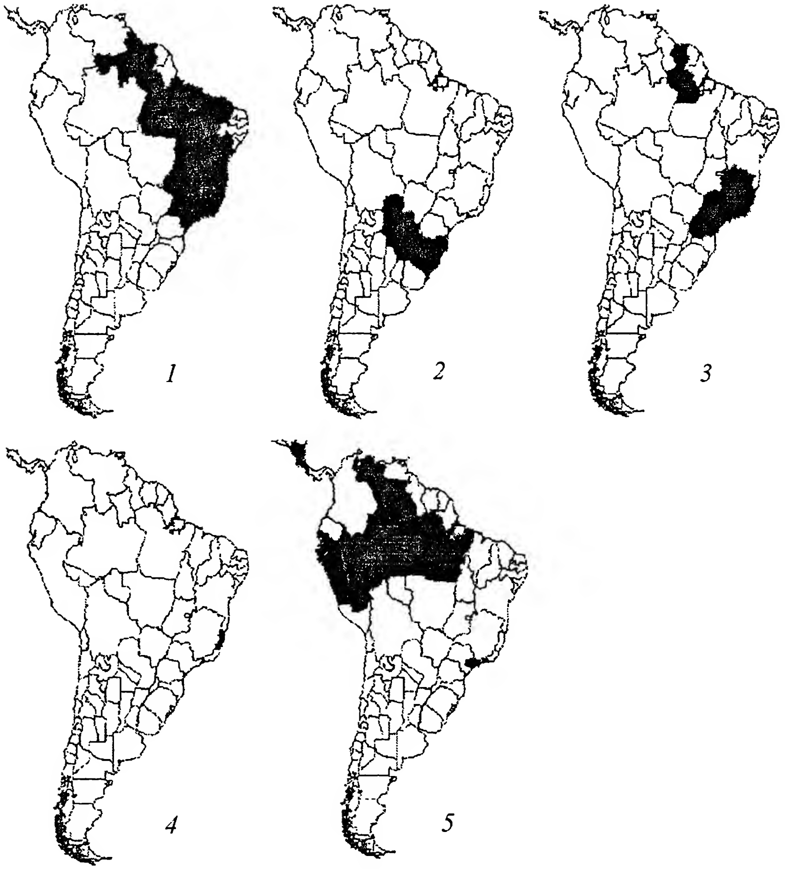


Рис. 8. Карты распространения родов трибы *Lecointeeae*.
1 — Zollernia, *2 — Holocalyx*, *3 — Exostyles*, *4 — Harleyodendron*, *5 — Lecointea*.

дили эту точку зрения (Herendeen, 1995; Ireland et al., 1999; Mansano et al., 2004). На основании этих данных, а также собственных исследований мы посчитали целесообразным придать этой группе ранг самостоятельной трибы (Гончаров, Яковлев, 2005).

Триба включает 5 родов и порядка 25 видов.

Представители — кустарники и деревья. Характерны вторичнопростые 1-листочковые листья (реже непарно- или парноперистосложные). Для ряда видов из родов *Lecointea* и *Zollernia* характерен зубчатый край листа, что весьма необычно для архаичных мотыльковых. Соцветия кистевидные или метельчатые. Цветки обычно 5-членные, лишь слегка неправильные (от остальных слегка отличается лепесток, гомологичный флагу у более продвинутых мотыльковых). Тычинок обычно 10. Плод, как правило, продолговатый, одно- или малосемянный, с кожистым или мясистым перикарпием.

От представителей трибы *Swartzieae* s. str. отличается зубчатым краем листьев, базальными пыльниками, сильно кутинизированными боковыми клетками устьиц и яйцевидным, кожистым плодом.

Триба является эволюционно более продвинутой, чем *Swartzieae* s. str., и филогенетически, возможно, близка некоторым архаичным дальбергиоидам (Vataireoid clade).

Эта эволюционная линия обособилась от «Palaeoswartzieae», по всей видимости, значительно позже двух других линий на территории современной Южной Америки.

Ареал трибы почти полностью ограничен северной или центральной частями Южной Америки (лишь один вид *Lecointea tango* произрастает в Центральной Америке до Мексики). Бóльшая часть видов распространена в Амазонском регионе, а также на атлантическом побережье Бразилии. Южная граница трибы проходит по субтропической зоне Парагвая и провинций севера Аргентины (рис. 8).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ ТРИБЫ *LECOINTEEAE*

1. Листья сложные, многолисточковые 2
1+. Листья однолисточковые или вторичнопростые 3
2. Листья парноперистосложные, листочки мелкие, чашечка цельная, купуловидная неразрывающаяся . . . . *Holocalyx*
2+. Листья непарноперистосложные, с 3—7 парами листочков. Чашечка при распускании разрывается прорастающим столбиком . . . . *Exostyles*
3. Листья цельнокрайние, тычинки соединены между собой густо опушенными пыльниками. Эндемик штата Баиа (Бразилия) . . . . *Harleyodendron*
3+. Листья с зубчатым краем (реже цельнокрайние), тычинки свободные 4
4. Бутоны продолговато-ланцетные, изогнутые. Чашечка при распускании разрывается. Цветок резко зигоморфный . . . . *Zollernia*
4+. Бутоны яйцевидные. Чашечка цельная, купуловидная. Цветок слегка зигоморфный . . . *Lecointea*

Род *LECOINTEA* Ducke (1922)

Небольшой род, включающий 8 видов. Назван в честь франко-бразильского инженера и ботаника Paul Le Cointe (1870—?).

Представители рода — деревья, реже крупные кустарники. Листья 1-листочковые эллиптические, продолговатые или яйцевидные. У ряда видов хорошо заметен зубчатый край листа. Цветки собраны в кистевидные соцветия, часто односторонние. Цветки мелкие, с цельной (!) купуловидной чашечкой. Венчик 5-членный, белый, слегка зигоморфный за счет несколько большей величины вексиллярного лепестка.[16] Тычинок 10. Боб продолговатый или яйцевидный, кожистый, с мясистым перикарпием (у одного из видов деревянистый), желто-бурый, зеленоватый или коричневый, одно- или малосемянный. Семя округлое, эллиптическое или продолговатое. Наружная поверхность гладкая, красноватая или коричневая. Ариллус отсутствует (рис. 9).

Представители рода обитают на территории бразильской Амазонии, а также Французской Гвианы, Венесуэлы, Перу и Эквадора. Один из видов (*L. hatschbachii* Barnaby) произрастает на юго-востоке Бразилии, а еще один вид (*Lecointea tango*) — в Центральной Америке от Коста-Рики до Гондураса и Белиза. Местообитания различны — от затопляемых влажных до переменно-влажных лесов. Часто встречаются по берегам рек и на горных склонах.

Используются как источник древесины (tango). Сочные плоды ряда видов в Перу употребляют в пищу и используют для изготовления местных алкогольных напитков.

Род филогенетически наиболее близок к *Zollernia*, а по строению семян — также к *Holocalyx*.

---

[16] Лепесток, соответствующий флагу у продвинутых мотыльковых.

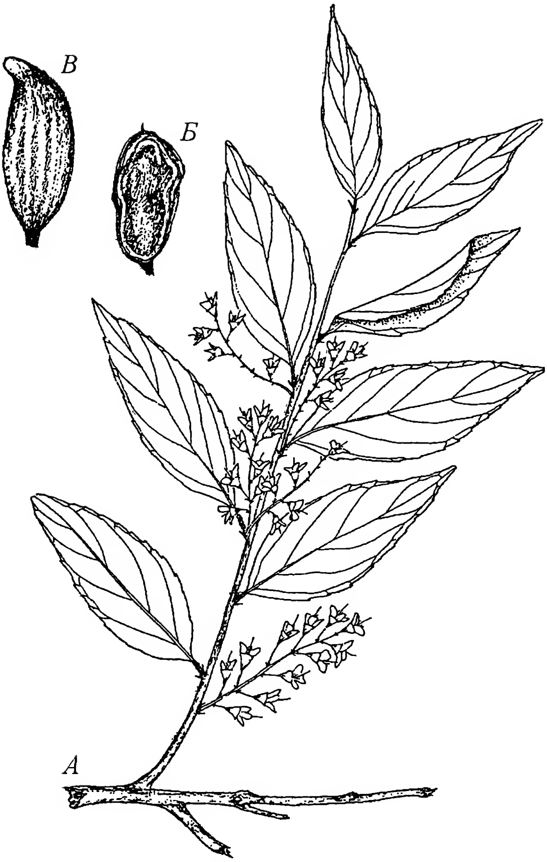


Рис. 9. Представители рода *Lecointea.*
А — цветущая ветвь *Lecointea tango* (Standl.) Yakovl., *Б* — плод *L. amazonica* Ducke, *В* — плод *L. ovalifolia* Macbr.

Род *ZOLLERNIA* Nees (1827)

Род включает около 12 видов и назван в честь Friedrich-Wilhelm Guilelmo III Hohenzollern (1797—1840).

Кустарники или деревья. Листья однолисточковые, листочки голые, эллиптические, продолговатые, яйцевидные, обратнояйцевидные или продолговато-линейные. Для большинства видов характерен зубчатый или даже игольчатый край. Цветки собраны в верхушечные метельчатые соцветия. Чашечка при распускании разрывается на 3—4 неправильных, закручивающихся сегмента. Венчик очень своеобразен по форме. Лепестки продолговато-линейные, белые, желтые или розовые. Тычинок обычно 10 (реже 9—13). Плод округлый, яйцевидный или продолговатый, невскрывающийся. Наружная поверхность гладкая, голая или опушенная, зеленоватая или красновато-коричневая. Мезокарпий кожистый или, реже, деревянистый. Семя яйцевидное или эллиптическое, сплюснутое. Наружная поверхность голая, гладкая, красновато-коричневая. Ариллус отсутствует (рис. 10).

Представители рода распространены в основном по атлантическому побережью Бразилии, а также на юго-востоке страны (до штата Санта-Катарина). Один вид распространен на территории Гвианского плоскогорья, один — в Венесуэле. Про-

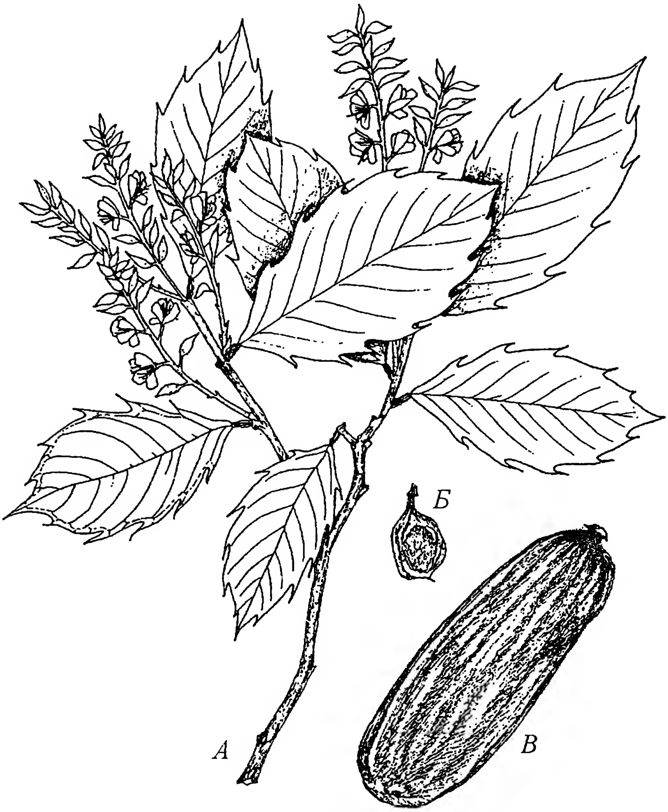


Рис. 10. *Zollernia ilicifolia* (Brongn.) Vog.
А — цветущая ветвь, *Б* — плод, *В* — плод *Z. magnifica* Carvalho et Barneby.

израстают во влажных приамазонских и приатлантических лесах, в разреженных лесах и кустарниковых саваннах, на скалистых склонах.

Виды рода имеют некоторое значение в качестве местного источника топлива, а также выращиваются в крупных бразильских городах (Рио-де-Жанейро, Сан-Паулу) как декоративные растения.

Род *HOLOCALYX* Micheli (1883)

Монотипный род. Название происходит от греческого слова, указывающего на характерную особенность рода — цельную чашечку.

H. balansae Micheli— достаточно крупное дерево. Листья парноперистосложные, многолисточковые. Листочки мелкие, очередные или супротивные, голые. Форма листочков продолговато-линейная, край неяснозубчатый. Цветки мелкие, собраны в короткие кистевидные соцветия. Чашечка цельная (!) или слегка зубчатая. Лепестки небольшие, зеленоватые, рано опадающие. Тычинок 10—12. Плод небольшой, яйцевидный или округлый, слегка вздутый. Наружная поверхность голая, шероховатая, желтая или коричневая. Перикарпий вначале сочный, позднее деревянистый. Семя небольшое, симметричное, округлое. Спермодерма голая, гладкая, коричневого цвета, бумажистая. Ариллус отсутствует (рис. 11).

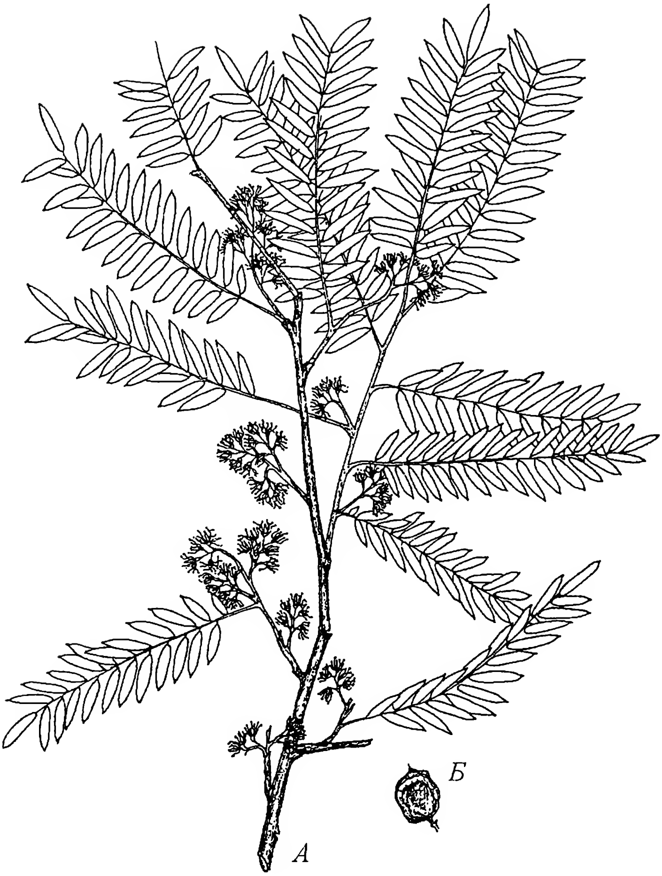


Рис. 11. *Holocalyx balansae* Micheli.
А — цветущая ветвь, *Б* — плод.

Является самым южным представителем трибы *Lecointeeae* и практически единственным родом всего шварциевого комплекса, встречающимся в субтропиках. Распространен в южной Бразилии, Парагвае и северных провинциях Аргентины. Произрастает в переменно-влажных тропических и прибрежных субтропических лесах.

Используется как источник прочной, устойчивой к гниению древесины. Выращивается как декоративное растение и как затеняющее на плантациях кофе. Листья ядовиты (содержит цианогенные гликозиды).

Род традиционно относили к трибе *Sophoreae* s. l. В *Swartzieae* s. l. был перенесен Polhill (1994). В трибе занимает достаточно изолированное положение, но по ряду признаков близок к *Lecointea*. По-видимому, близок также и к архаичным софороидам.

Род *EXOSTYLES* Schott (1827)

Род включает 4 вида (один из них, *Exostyles glabra*, не собирался уже порядка 150 лет и, по-видимому, вымер). Название происходит от греческого слова, указывающего на особенности распускания цветка (см. ниже).

Небольшие деревья. Листья непарноперистосложные. Листочки очередные, яйцевидной, эллиптической или ромбовидной формы. Край цельный или слегка зубчатый. Соцветия — рыхлые, короткие кисти. При распускании столбик прорастает сквозь бутон (с этим явлением связано название рода) и разрывает чашечку на 3—4 сегмента. Лепестки продолговатые, розовые или пурпурные, черепитчато сложенные в бутоне. Тычинок 10. Плод продолговато-яйцевидный, многосемянный. Наружная поверхность шероховатая, коричневая, мезокарпий утолщенный, мясистый.

2 вида произрастают на юго-востоке Бразилии (в районе Рио-де-Жанейро), 1 вид произрастает в центрально-восточных районах Бразилии, 1 — в Суринаме и бразильской Амазонии. Растут представители рода во влажных тропических лесах, в приатлантических лесах и переменно-влажных лесах низкогорий.

Все виды весьма редки.

Филогенетически близок к роду *Harleyodendron.*

Род *HARLEYODENDRON* Cowan (1979)

Монотипный род. Назван в честь ботаника, специалиста по бразильской флоре Raymond M. Harley (р. 1936).

На основании морфологических и молекулярных признаков считается наиболее близким к *Exostyles.*

Единственный вид, *H. unifolialatum* Cowan — кустарник или небольшое дерево. Листья однолисточковые, голые, эллиптические или яйцевидные, цельнокрайние. Цветки собраны в густые кистевидные соцветия. Чашечка при распускании разрывается на 4—5 почти одинаковых сегментов. Лепестков 5, белого цвета, почти одинаковых. Тычинок 10, они соединены между собой густо опушенными пыльниками (характерный признак для рода). Плод яйцевидный. Наружная поверхность гладкая, голая, зеленоватая. Мезокарпий мясистый, белого цвета. Семя яйцевидное или неправильной формы. Наружная поверхность бумажистая, гладкая, голая, красновато-коричневая. Ариллус отсутствует.

Произрастает только во влажных приатлантических лесах штата Баиа (Бразилия). Редок.

Что касается еще двух родов, которые в последнее время также относят к шварциевым, *Amburana* и *Baphiopsis*, то, с нашей точки зрения, их положение в трибе достаточно спорно. *Amburana*, на наш взгляд, более близка к архаичным софороидам, прежде всего к *Dussia* и родственным ей родам, а *Baphiopsis* явно тяготеет к трибе *Baphieae* Yakovl. (*Baphia* group sensu Polhill) и, вероятно, должен быть включен в нее. Поэтому эти 2 рода в статье не рассматриваются. По данным «Legumes of the World», Ireland при таксономической ревизии рода *Bocoa* восстановила род *Trischidium*. Однако мы не видели этой работы, и поэтому в статье характеристика этого рода не приводится.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гончаров М. Ю., Яковлев Г. П. О новой трибе *Lecointeeae* и о роде *Zollernia* // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 6. С. 910—926.

Гончаров М. Ю., Яковлев Г. П., Повыдыш М. Н. Новая подтриба *Aldiniinae* трибы *Swartzieae* s.l. (*Fabaceae*) и новые виды рода *Aldina* // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 2. С. 290—303.

Яковлев Г. П. Обзор родов *Zollernia* Nees и *Lecointea* Ducke // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 9. С. 1304—1309.

Яковлев Г. П. Бобовые земного шара. Л., 1991. 139 с.

Яковлев Г. П. (*Рецензия*). Legumes of the World / Eds by G. Lewis, B. Schrire, B. Mackinder, M. Lock. Kew: Royal Botanic garden, 2005. 577 p. (Бобовые мира / Под ред. Г. Льюис, Б. Шрир, Б. Маккиндер, М. Локк. Кью: Королевский ботанический сад. 2005. 577 с.) // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 2. С. 326—334.

Axelrod D. I. Climatic pulses, a major factor in Legume evolution. // Advances in Legume Systematics. Eds P. Herendeen, D. Dischler. 1992. Vol. 4. P. 259—279.

Bentham G. Leguminosae / In: Bentham G.& Hooker J.D. Genera Plantarum. Vol. 1. N 2. London, 1865. P. 434—600.

Candolle A. P. de. Prodromus Systematis Naturalis. Vol. 2. Paris, 1825. P. 394 — 520.

Corner E. J. The Leguminous Seed // Phytomorphology. 1951. Vol. 1. P. 117—150.

Cowan R. S. Botany of Guiana Highlands // Mem. New York Bot. Gard. 1953. Vol. 8. P. 107—109; 1958. Vol. 10 (1). P. 145—146; 1961. Vol.10 (4). P. 70.

Cowan R. S. Candolleodendron, a new genus of the *Leguminosae* // Rhodora. 1966. Vol. 68. P. 429—432.

Cowan R. S. Flora Neotropica. 1968. Vol. 1. *Swartzia.* (*Leguminosae*, *Caesalpinioideae*, *Swartzieae*). New York. 220 p.

Cowan R. S. A revision of genus *Bocoa* // Proc. Biol. Soc. Wash. 1974. Vol. 87. N 13. P. 95—128

Cowan R. S. Swartzieae // Advances in Legume Systematics. Eds by R. M. Polhill, P. H. Raven. 1981. Vol. 1. P. 209—212.

Ferguson I. K., Scvarla J. H. Pollen morphology of tribe *Swartzieae*. Part II. Genus *Swartzia* Schreb. and *Aldina* Endl. // Rev. Palynol. A. Palaeobot. 1991. Vol. 15. P. 116—132.

Gunn C. R., Kirkbride J. H., Weitzman A. L. Fruits and seeds in genera in the subfamily *Faboideae* (*Fabaceae*) of *Leguminosae* // USDA Techn. Bull. 2003. Vol. 1. N 1890. 1212 p.

Herendeen P. S. Phylogenetic relationships of the *Swartzieae* // Advances in Legume Systematics. Eds M.Crisp, J. Doyle. 1995. Vol. 7. P. 123—133.

Hutchinson J. Leguminales // Genera of flowering plants. Oxford, 1964. Vol. I. Dicotyledones. P. 221—489.

Ireland H., Pennington R., Preston J. Molecular systematics of the *Swartzia* // Advances in Legume Systematics / Ed. by P. Herendeen, A. Bruneau. 1999. Vol. 9. P. 217—233.

Kirkbride J. H. Dupuya, a new genus of Swartzioid legumes // Brittonia. 2005. Vol. 57. P. 456—468.

Kirkbride J. H., Wiersema J. H. Bobgunnia, a new African genus of tribe *Swartzieae* // Brittonia. 1997. Vol. 49. N 1. P. 1—23.

Legumes of the World / Ed. by G. Lewis, B. Schrire, B. Mackinder, M. Lock. Kew: RBG, 2005. 571 p.

Mansano V., Tucker S., Tozzi A. M. G. The floral ontogeny of *Lecointea* clade // Amer. J. Bot. 2002. Vol. 89. P. 1553—1569.

Mansano V., Brittrich V., Tozzi A. M. G., Sousa A. P. Composition of the *Lecointea* clade // Taxon. 2004. Vol. 53. N 4. P. 1007—1018.

Polhill R. M. Papilionoideae // Advances in Legume Systematics / Ed. by R. M. Polhill, P. H. Raven. 1981. Vol. 1. P. 207.

Polhill R. M. Classification of the *Leguminosae* / Phytochemical Dictionary of the *Leguminosae* / Eds by F. Bisby, J. Buckingham, J. Adams, P. Harbourn. 1994. Vol. 1. P. 1—40.

Taubert P. Die natürlichen Pflanzenfamilien. In A. Engler and K. Prantl. 1891—1894. Vol. III, 3. P. 184—384.

Thorke B. Swartzia trimorpha, a new species of *Swartzia* from Acre // Novon, 2005. Vol. 16. P. 116—123.

Tucker S. Evolutionary loss of sepals // Amer. J. Bot. 2002. Vol. 87. P. 608—624.

Tucker S. Floral ontogeny in *Swartzia*: distribution and role of ring meristem // Amer. J. Botany. 2003. Vol. 90. N 9. P. 1271—1292.

SUMMARY

The tribe *Swartjieae* s. l. is characterized in brief. The new tribe *Aldineae* M. Gonczatov et Yakovl. is described, based on the subtribe *Aldiniinae* M. Gonczarov et Yakovl. The descriptions, images and distribution maps of the members of *Swartzieae* s. str., *Aldineae* and *Lecointeeae* are given.

УДК 582.751.2 (282.257.5)

© Д. Ю. Цыренова

ДВА НОВЫХ ВИДА РОДА *GERANIUM* (*GERANIACEAE*) ИЗ БАССЕЙНА РЕКИ АМУР

D. Yu. TZYRENOVA. TWO NEW SPECIES OF THE GENUS *GERANIUM* (*GERANIACEAE*) FROM THE AMUR RIVER BASIN

Дальневосточный государственный гуманитарный университет, кафедра ботаники
680000 Хабаровск, ул. К. Маркса, 68
Факс (4212) 21 01 00
E-mail: duma@mail.ru

Поступила 20.11.2006
Окончательный вариант получен 24.04.2007

Описаны два новых вида — *Ceranium probatovae* Tzyrenova и *G. pissjaukovae* Tzyrenova из российской части бассейна р. Амур, близкие к *G. dahuricum* DC.

Ключевые слова: *Geranium*, *Geraniaceae*, бассейн Амура, новые виды.

В ходе обработки собственных полевых сборов по роду *Geranium* L. (*Geraniaceae*) с территории Амурской обл. и Еврейской автономной обл. (ЕАО) нами были обнаружены 2 новых для науки вида. В Ленинском р-не ЕАО (Средний Амур) были собраны растения, первоначально принятые нами за *G. krameri* Franch. et Savat. Этот вид был описан из Японии в 1878 г., и во многих работах его синонимизируют с амуро-японским видом *G. sieboldii* Maxim. (Ohwi, 1965; Kitagawa, 1979; Yeo, 1992; Xu, Huang, 1998). Недавно мы получили возможность увидеть фотографию лектотипа *G. krameri* (Lectotypus: «Savatier, № 2006, Simosa, aug. 1872, leg. Kramer»), которую любезно прислал из Мадрида известный специалист по роду *Geranium* Dr. Carlos Aedo. Изучение лектотипа показало, что собранные нами в ЕАО растения не могут быть отнесены к *G. krameri* (как мы предполагали ранее), а представляют собой новый для науки вид. Второй новый вид был обнаружен в сборах из Архаринского р-на Амурской обл. (бассейн р. Бурея, левого притока Амура). В дальнейшем образцы новых описываемых здесь видов были обнаружены в Гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) в Санкт-Петербурге, Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (MW) в Москве и Биолого-почвенного института ДВО РАН (VLA) во Владивостоке.

Приводим описания новых видов.

Geranium probatovae Tzyrenova sp. nov.

Plantae radicibus leviter fusiformibus, 6—8 cm lg. Caulis solitarius, erectus, copiose divaricato-ramosus. Folia caulina laminis ambitu quinquangulari-ovalibus, basi leviter sinuatis, 3—5-sectis, lobis oblongo-cuneatis. Lobi foliorum medii apice in tertia parte trifidi, raro pinnato-incisi; laterali bifido-laciniati. Laminae foliorum subtus tota facie dense villosi, pilis rectis, brevibus (ca. 1 mm lg.), tenuis, subappressis. Stipulae liberae, parvae, 3—5 mm lg. Flores numerosi, 1.5—2 cm in diam. Sepala ca. 6 mm lg., extus breviter appresse pilosa. Petala ad 1 cm lg., dilute rosea vel lilacea, nervis intense coloratis, obovata, apice integra, basi in tertia parte gradatim unguiculata. Fructus rostro recto.

Typus: Rossia, Regio autonoma Judaica, districtus Leninsk, oppidum Lazarevo, pratum siccum in declivo expositionis occidentalis, copiose, 5 IX 2005, D. Tzyrenova (LE, isotypus — VLA).

Affinitas. A specie affini *G. dahuricum* DC. radicibus longioribus leviter fusiformibus (non manifeste fusiformibus), foliis caulinis 3—5-sectis, lobis basi latis (5—6 mm) oblongo-cuneatis (non profunde 5—7(9)-sectis, lobis basi angustis (3—4 mm) remotis late rhomboideis), subtus tota facie dense breviter villosis (non nervis pilis raris longis patentibus facie brevioribus), sepalis breviter pilosis (pilis longis patentibus admixtis nullis) differt.

Species in honorem botanici rossici, investigatoris florae Orientis Extremi N. S. Probatovae nominatur.

Корни слабо веретеновидные, 6—8 см дл. Стебель одиночный, прямостоячий, обильно вильчато ветвящийся. Пластинки стеблевых листьев в очертании пятиугольно-овальные, со слабовыемчатым основанием, 3—5-раздельные; доли их продолговато-клиновидные. Средние доли листа в верхней трети тройчатонадрезанные, реже перистонадрезанные, а боковые — двунадрезанные, с ланцетными заостренными дольками и зубцами. Пластинки листьев снизу по всей поверхности густо шерстистоопушенные прямыми короткими (около 1 мм дл.), тонко заостренными, полуприжатыми волосками. Прилистники свободные, небольшие, 3—5 мм дл. Цветки многочисленные, 1.5—2 см в диам. Чашелистики около 6 мм дл., снаружи одеты короткими прижатыми волосками. Лепестки до 1 см дл., светло-розовые или сиреневые, по жилкам интенсивно окрашенные, обратнояйцевидные, цельные на верхушке и в нижней трети постепенно суженные в ноготок. Носик плода прямой.

Тип: Россия, Еврейская автономная обл., Ленинский р-н, с. Лазарево, суходольный луг на склоне западной экспозиции, обычно, 5 IX 2005, Д. Ю. Цыренова (LE, изотип — VLA).

Паратипы (paratypi): Приморский край: близ с. Владимиро-Александровского, среди единичных кустарников в распаханной долине, 4 VII 1913, А. Булавкина (LE); близ г. Никольск-Уссурийского, Суйфунская сопка, на горных лугах, 18 VIII 1920, Dr. Kiss; ст. Шкотово, лужайки среди кустарной заросли, в долине р. Майхэ, 24 VIII 1921, И. Шишкин (VLA); д. Григорьевка, около пашень, 28 VII 1922, Н. Пальчевский; Спасский р-н, с. Сосновка, у проселочной дороги, 8 VIII 1927, М. Ф. Гришко; в 4 км на СВ от с. Благодатного, юго-западный склон сопки, в кустарниковой заросли, 6 VIII 1929, М. А. Жукова (LE); Пограничный р-н, с. Ново-Украинка, 20 VIII 1974, Д. П. Воробьев, Г. В. Шелковникова; Уссурийский р-н, окр. с. Баневурово, опушка дубняка, 24 VII 1974, Н. С. Пробатова, В. П. Селедец (VLA).

Родство. Близок к *G. dahuricum* DC., от которого отличается более длинными, слабо веретеновидными корнями (а не короткими, явно веретеновидными), 3—5-раздельными стеблевыми листьями с широкими в основании (5—6 мм) продолговато-клиновидными долями (а не 5—7(9) глубокораздельными, с узкими в основании (3—4 мм) расставленно перистонадрезанными широкоромбовидными долями), густым шерстистым опушением листьев по всей нижней поверхности из коротких полуприжатых волосков (а не редким оттопыренным опушением из длинных волосков вдоль жилок и их более коротких волосков между жилками), опушением чашелистиков только короткими прижатыми волосками (а не с примесью длинных оттопыренных волосков).

На суходольных лугах, в дубово-разнотравных редколесьях. На Дальнем Востоке России вид встречается в бассейне Амура (включая окрестности оз. Ханка) и в районе стока рек в Японское море.

Вид назван в честь дальневосточного ботаника Нины Сергеевны Пробатовой.

Geranium pissjaukovae Tzyrenova sp. nov.

Plantae radicibus leviter fusiformibus, 6—8 cm lg. Caules in numero 1—3(3), erecti. Folia caulina laminis ambitu quinquangulari-rotundatis, basi vix cordatis (subrectis), 3—5-sectis, lobis oblongis. Lobi foliorum medii apice trifidi vel pinnato-incisi dentibus magnis obtusiusculis, laterali integri vel margine dento unico. Laminae foliorum subtus nervis dense breviter appresse, facie sparse pilosi. Pedunculi robusti, petiolis foliorum aequaliter incrassati, folio proximo 2—2.5-plo longiori. Petala intense rosea, anguste obovata, gradatim unguiculata. Fructus rostro saepe incurvo.

Typus: Rossia, Prov. Amurensis, 10 km ad austro-orientem ab oppido Archara, frutices viarum, 12 VIII 2005, S. Kudrin, D. Tzyrenova (LE, isotypus — VLA).

Affinitas. A specie affini *G. dahuricum* DC. foliis caulinis 3—5-sectis, lobis basi latis (6—88 mm) oblongis (non profunde 5—7(9)-sectis, lobis basi angustis (3—4 mm) remotis late rhomboideis), mediis trifidis vel pinnato-incisis dentibus magnis obtusiusculis et lateralis subintegris (non aequaliter pinnato-incisis), subtus pilis tenuibus appressis (non crassiusculis patentibus), pedunculis robustis (non tenuibus), sepalis pilis appressis (non patentibus) differt.

Species in memoriam magistri mei, botanici, professoris V. V. Pissjaukovae nominatur.

Корни слабо веретеновидные, 6—8 см дл. Стебли в числе 1—2(3), прямостоячие. Пластинки стеблевых листьев в очертании пятиугольно-округлые, со слабо сердцевидным, почти прямым основанием. 3—5-раздельные, доли их продолговатые, средние доли вверху тройчатонадрезанные или перистонадрезанные, с крупными туповатыми зубцами, а боковые — цельные или с одним зубцом по краю. Снизу пластинки листьев по жилкам густо покрыты короткими прижатыми тонко заостренными волосками, между жилками — с редкими рассеянными волосками. Цветоносы крепкие, по толщине почти такие же, как черешки листьев, по длине превышают ближайший лист в 2—2.5 раза. Лепестки ярко-розовые, узко-обратнояйцевидные, постепенно суженные в ноготок. Носик плода часто загнутый.

Тип: Россия, Амурская обл., Архаринский р-н, в 10 км на ЮВ от пос. Архара, кустарниковые заросли вдоль дороги, 12 VIII 2005, С. Г. Кудрин, Д. Ю. Цыренова (LE, изотип — VLA).

Паратипы (paratypi): Амурская обл.: Зейский р-н, Зейский заповедник, сухой каменистый склон южной экспозиции, около кордона «Теплый ключ», 2 VII 1977, М. Игнатов, Д. Петелин (MW); Архаринский р-н, Хинганский заповедник, Хинганское лесничество, ключ Алачи, разнотравный луг, часто, 24 VIII 1982, Г. Яшенкова (VLA).

Родство. Близок к *G. dahuricum* DC., от которого отличается 3—5-раздельными листьями с широкими в основании (6—8 мм) продолговатыми долями (а не 5—7(9)-глубокораздельными, с узкими в основании (3—5 мм) широкоромбическими долями), тройчато- или перисто-крупнозубчатыми средними и цельными боковыми долями листьев (а не расставленно перистонадрезанными одинаковыми долями), тонкозаостренными прижатыми волосками на нижней поверхности листьев (а не грубыми оттопыренными), толстыми (а не тонкими) цветоносами, прижатоопушенными (а не оттопыренно волосистыми) чашелистиками.

На разнотравных лугах, среди кустарников.

Вид назван в память моего учителя, профессора и ботаника Веры Васильевны Письяуковой.

Таким образом, мы выявили существование в бассейне Амура комплекса видов из родства *G. dahuricum*. В узком смысле вид *G. dahuricum*, по-видимому, характерен для умеренно сухих лесостепных районов даурского (восточносибирского) сектора бассейна Амура. К востоку, в маньчжурском (притихоокеанском) секторе бассейна, в условиях влажных лугово-лесистых приамурских равнин сформировались несколько видов из этого родства, в том числе 2 здесь описываемых. Необходимо дальнейшее изучение географического распространения и экологии видов, близких к *G. dahuricum*, в Восточной Азии.

Благодарности

Автор искренне признателен Dr. Carlos Aedo (Real Jardín Botãnico De Madrid, Spain) за фотографию лектотипа *G. krameri*, а также А. Н. Сенникову за перевод латинских диагнозов видов и С. Г. Кудрину за организацию полевых поездок.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Kitagawa M. Neo-Lineamenta florac manchuricae. Vaduz, 1979. 715 p.

Ohwi J. Flora of Japan. Washington, 1965. 1067 p.

Yeo P. A revision of Geranium L. in South-West China // Eding. J. Bot. 1992. Vol. 49. N 2. P. 123—211.

Xu L.-R., Huang Ch.-Ch. Geranium L. // Flora Reipublicae Popularis Sinicae [Beijing], 1998. T. 43. N 1. P. 22—83.

SUMMARY

The descriptions of two new species are given, *Geranium probatovae* Tzyrenova and *G. pissjaukovae* Tzyrenova from the Russian part of the Amur River basin, which are closely related to *G. dahuricum* DC.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.29 (479; 571.55)

© Г. П. Урбанавичюс,[1] И. Н. Урбанавичене[2]

COLLEMA EUTHALLINUM (*COLLEMATACEAE*) И *CALOPLACA PELLODELLA* (*TELOSCHISTACEAE*) В ЛИХЕНОФЛОРЕ РОССИИ

G. P. URBANAVICHUS, I. N. URBANAVICHENE.
COLLEMA EUTHALLINUM (*COLLEMATACEAE*)
AND *CALOPLACA PELLODELLA* (*TELOSCHISTACEAE*) IN THE LICHEN FLORA OF RUSSIA

[1] Институт проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН
Апатиты, Мурманская обл.
E-mail: urban@aprec.ru
[2] Байкальский государственный природный биосферный заповедник МПР РФ
671120, Бурятия, Кабанский р-н, пос. Танхой
E-mail: bainr@burnet.ru

Поступила 06.12.2004
Окончательный вариант получен 26.02.2007

Приведены сведения о новом для России лишайнике *Collema euthallinum* с Кавказа (Кавказский заповедник, Республика Адыгея) и редком виде *Caloplaca pellodella* из Забайкалья (Сохондинский заповедник, Читинская обл.).

Ключевые слова: лишайники, *Collema euthallinum*, *Caloplaca pellodella*, Россия, Сибирь, Забайкалье, Кавказ.

В мае 2001 г. одним из авторов были проведены лихенологические исследования в высокогорьях Большого Кавказа на территории Кавказского заповедника на хр. Каменное Море, сложенного главным образом известняками. Окружающие ландшафты представлены субальпийскими лугами, выходами известняков и карстовыми провалами. В северной части хребта до высоты 1850 м над ур. м. поднимаются пихтовые леса с примесью сосны, березы, рябины, бука. Из коллекции эпилитных лишайников, собранных с известняков, нами был определен новый для России вид *Collema euthallinum* (Zahlbr.) Degel. Приводим его описание согласно G. Degelius (1954) с учетом собственных наблюдений.

Collema euthallinum (Zahlbr.) Degel., 1954, Symb. Bot. Upsal., 13(2) : 268. — *Collema leptogioides* Anzi var. *euthallinum* Zahlbr., 1909, Österr. bot. Zeitschr., 59 : 494 (рис. 1).

Таллом достаточно мелкий, 2—3 см в диам. (по литературным данным, до 5 см), округлый, в центральной части обычно отмирающий, достаточно толстый (200—350 мкм во влажном состоянии), темно-оливково-зеленый до коричнево-черного, гладкий, глубоко рассеченный на лопасти. Лопасти достаточно узкие, 0.4—0.7 мм шир., многочисленные, повторно вильчато разветвленные, соприкасающиеся между собой либо черепитчато перекрывающиеся, или скученные и иногда приподнятые по краю; поверхность лопастей обычно гладкая у фертильных талломов, с редкими или достаточно многочисленными изидиями у стерильных. Изидии шаровид-

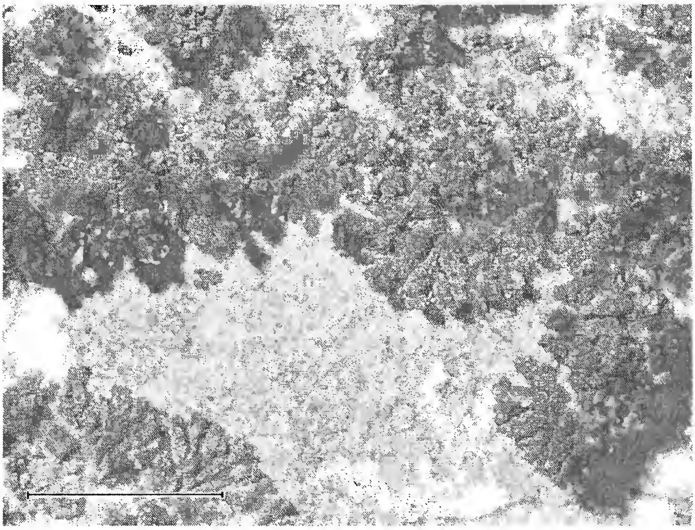


Рис. 1. Внешний вид *Collema euthallinum* (ориг.).
Масштабная линейка — 5 мм.

ные, иногда несколько уплощенные и вытянутые, в основном 0.1—0.2 мм в диам. (редко крупнее), немного темнее таллома.

Апотеции многочисленные, иногда слабо развитые или отсутствуют, молодые более или менее плоские, 0.5—0.8 мм в диам., до 300 мкм в толщ., диск красный или красно-коричневый (во влажном состоянии), без налета; край апотеция ровный, обычно тонкий и исчезающий, но иногда достаточно толстый. Эксципул тонкий, состоит из параплектенхимной ткани, от 20 до 40 мкм толщ. Гимений 110—150 мкм выс., в верхней части желтовато-коричневый. Парафизы простые или слабо ветвящиеся, 2—3 мкм толщ., верхние клетки немного утолщены, 4.5 мкм. Сумки узко булавовидные или почти цилиндрические, 70—90 × 17—20 мкм, с 8 (реже 4—6) спорами. Споры часто недоразвиты, широко овальные или яйцевидные (19—22 × 10—14 мкм), либо почти шаровидные (13—17 мкм в диам.), либо почти кубической формы (16—19 × 13 мкм), слабо муральные, с 1—3 поперечными и 1 продольной перегородками, перетянутые по перегородкам.

C. euthallinum — редкий средиземноморский вид из группы *Leptogioides*, обычно произрастает на известняках в горах южной Европы (Degelius, 1954).

Местонахождение в России: Северный Кавказ, Республика Адыгея, Кавказский заповедник, плато Лагонаки, хр. Каменное Море, 44°04′ с. ш., 40°02′ в. д., альпийский луг, 1800—1900 м над ур. м., на известняках. 24 V 2001. N L 3944. Г. П. Урбанавичюс (LE).

Общее распространение: Европа — Испания, Италия, Сербия и Черногория, Хорватия.

Близкие виды рода *Collema* из группы *Leptogioides* в России не известны.

В ходе полевых исследований, проведенных авторами в июне 2000 г. в долине р. Агуца в Соходинском заповеднике, который расположен на юге Читинской обл. (площадь около 211 тыс. га) и занимает наиболее возвышенную часть Хэнтей-Чикойского нагорья с гольцовым массивом Сохондо (Борщовочный хребет), был собран редкий вид лишайника *Caloplaca pellodella* (Nyl. in Hasse) Hasse.

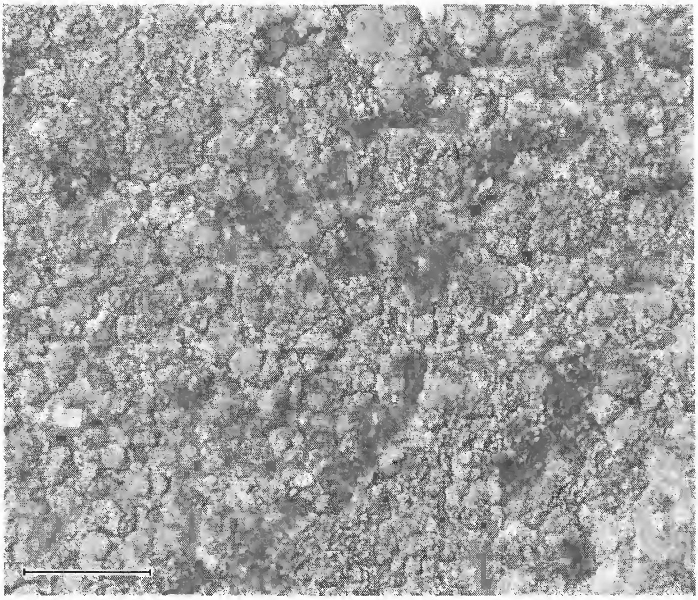


Рис. 2. Внешний вид *Coloplaca pellodella* (ориг.).
Масштабная линейка — 5 мм.

Caloplaca pellodella (Nyl. in Hasse) Hasse, 1913, Contrib. U. S. Nat. Herb., 17: 115. — *Lecanora pellodella* Nyl. in Hasse, 1898, Lich. South. Calif.: 10. — *Caloplaca conglomerata* (Bagl.) Jatta, 1900, Syll. Lich. Ital.: 155 (рис. 2).

Читинская обл., Кыринский р-н, Борщовочный хребет, Сохондинский заповедник, долина р. Агуца, 49°44′ с. ш., 111°19′ в. д., около 1350 м над ур. м., увал на левом берегу реки, на камнях. 23 VII 2000. N L 3943, Г. П. Урбанавичюс, И. Н. Урбанавичене (LE).

Описание этого вида дано в 9-м выпуске «Определителя лишайников России» (Определитель.., 2004), где указано, что вид произрастает на силикатных обнажениях в аридных регионах. Нами образцы *C. pellodella* также были собраны с силикатных пород в степных сообществах на крутом склоне увала южной экспозиции. На территории России вид впервые был обнаружен в Западном Саяне (Седельникова, 2001), а затем в Читинской обл. в окрестностях Торейских озер и в окрестностях Нерчинского завода (Макрый, 2002). Ближайшее местонахождение вида за пределами России находится приблизительно в 100 км на юго-восток от Сохондинского заповедника на правобережье р. Онон в Монголо-Даурском горно-лесостепном районе Монголии, где он нередок (Голубкова, 1981).

Общее распространение: средиземноморские районы Европы (Франция, Испания, Италия, Украина — Крым), Канарские острова, Азия (Турция, Сирия, Израиль, Таджикистан, Индия, Монголия, Китай), Сев. Африка (Марокко), Сев. Америка (юго-зап. часть США, Мексика).

C. pellodella отличается от наиболее близкого вида *C. aractina* (Fr.) Häyren толстыми приподнятыми разъединенными ареолами-чешуйками, а также особенностями анатомического строения апотециев.

Благодарности

Авторы искренне признательны администрации Кавказского и Сохондинского заповедников за помощь в организации полевых исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голубкова Н. С. Конспект флоры лишайников Монгольской народной республики. Л., 1981. 200 с.

Макрый Т. В. Редкие, нуждающиеся в охране лишайники аридных территорий Забайкалья и Прибайкалья // Особо охраняемые природные территории Алтайского края и сопредельных регионов, тактика сохранения видового разнообразия и генофонда. Барнаул, 2002. С. 115—125.

Определитель лишайников России. Вып. 9. Фусцидеевые, Телосхистовые. СПб., 2004. 339 с.

Седельникова Н. В. Лишайники Западного и Восточного Саяна. Новосибирск, 2001. 189 с.

Degelius G. The lichen genus *Collema* in Europe: Morphology, Taxonomy, Ecology // Symb. Bot. Upsal. 1954. Vol. 13. N 2. P. 1—499.

SUMMARY

A new species to the lichen flora of Russia, *Collema euthallinum* was found in the Caucasus (Republic of Adygeya, Kavkazskii Reserve). A rare lichen species, *Caloplaca pellodella* was found in Siberia (Chita Region, Eastern Transbaikalia, Sokhondo Reserve). The species descriptions, data on ecology and distribution are given.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 582.671.16

© П. А. Волкова

ИЗМЕНЕНИЯ РАЗМЕРОВ И ФОРМЫ ПЫЛЬЦЫ И ЛИСТЬЕВ ПРИ ТРАДИЦИОННЫХ СПОСОБАХ ОБРАБОТКИ МАТЕРИАЛА НА ПРИМЕРЕ ВИДОВ *NYMPHAEA* (*NYMPHAEACEAE*)

P. A. VOLKOVA. CHANGES OF SIZE AND SHAPE OF POLLEN GRAINS AND LEAVES AFTER TRADITIONAL METHODS OF TREATMENT OF FRESH PLANT MATERIAL, WITH *NYMPHAEA* SPECIES (*NYMPHAEACEAE*) AS AN EXAMPLE

Московский государственный университет, биологический факультет
119899, Москва, Воробьевы горы
E-mail: avolkov@orc.ru

Поступила 05.02.2007

Форма и размер листовых пластинок и пыльцевых зерен являются важными диагностическими признаками во многих группах растений. Проведены количественные исследования изменений размеров и формы листовых пластинок при гербаризации, а также размеров пыльцевых зерен после ацетолизной обработки и в условиях высокого вакуума при СЭМ у *Nymphaea alba*, *N. candida* и *N. tetragona* в Европейской России. При гербаризации длина листовой пластинки уменьшается в 1.05—1.4 раза, а ширина — в 1.15—1.5 раза. Степень деформации листовой пластинки в продольном направлении не связана достоверно со степенью ее деформации в поперечном направлении. Достоверные различия между размерами пыльцевых зерен одного и того же цветка до и после ацетолиза отсутствуют. Условия высокого вакуума, необходимого для СЭМ, приводят к заметной деформации пыльцевых зерен (значения малого экваториального диаметра существенно уменьшаются, тогда как значения большого экваториального диаметра остаются неизменными).

Ключевые слова: *Nymphaea candida*, *N. alba*, *N. tetragona*, лист, пыльца, геометрическая морфометрия, гербаризация, деформация.

Систематики растений работают в основном не с живым материалом, а с гербарными коллекциями. Как правило, в результате исследований именно гербарных образцов вырабатываются рекомендации по диагностике видов и на живом материале. Однако хорошо известно, что многие морфологические диагностические признаки изменяются при гербаризации, поэтому широко практикующийся в настоящее время прямой перенос результатов гербарных исследований на живой материал становится некорректным. Несмотря на это, количественные исследования изменений растительного материала при гербаризации практически отсутствуют (см.: Vermeulen, 1947).

Морфология и размеры пыльцевых зерен, часто используемые для диагностики видов растений, изучаются после ацетолизной обработки пыльцы или при помощи сканирующей электронной микроскопии (СЭМ), проводимой в условиях глубокого вакуума. Эти процедуры также могут изменять признаки пыльцевых зерен, вместе с тем результаты таких исследований часто используются для характеристики интактных пыльцевых зерен. В литературе практически отсутствуют данные количественных исследований формы и размера пыльцевых зерен после ацетолиза или СЭМ.

В процессе подробного изучения морфологической изменчивости кувшинок (*Nymphaea candida*, *N. alba* и *N. tetragona*) в Европейской России мы пришли к необходимости количественного исследования изменений диагностических признаков, используемых в этой таксономической группе, при традиционных способах обработки живого материала.

Род *Nymphaea* широко распространен в пресных водоемах и водотоках зоны тропического и умеренного климата обоих полушарий. Принято считать, что в России произрастает 3 вида кувшинки: *N. alba* L., *N. candida* Presl и *N. tetragona* Georgi, которые различаются в основном деталями строения цветка, а также морфологией листьев и пыльцевых зерен (Крупкина, 2001). *N. alba* распространена в европейской части России, *N. candida* — в европейской части России и в Сибири, *N. tetragona* — в Сибири, на Дальнем Востоке и на Кольском п-ове (Комаров, 1937; Muntendam et al., 1996). Все эти виды характеризуются значительной морфологической изменчивостью, что позволяет разным систематикам выделять на территории России от одного до 11 видов кувшинки (Heslop-Harrison, 1955). Это обстоятельство затрудняет выбор диагностических признаков для разграничения 3 традиционно выделяемых российских видов рода *Nymphaea*.

Многие основные диагностические макроморфологические признаки (например, форма и размер листовой пластинки: Маевский, 1976; Крупкина, 2001; Uotila, 2001) в роде *Nymphaea* существенно изменяются при гербаризации (Лисицина, 2003). Важными диагностическими признаками в роде *Nymphaea* считаются также размер и форма пыльцевых зерен (Куприянова, 1976; Muntendam et al., 1996; Uotila, 2001), при этом количественные исследования этих параметров проведены только в двух работах: Л. А. Куприянова (1976) изучала ацетолизированные пыльцевые зерна кувшинок европейской части СССР, а J. B. Muntendam с соавт. (1996) исследовали пыльцевые зерна голландских *N. alba* s. l. (incl. *N. candida*) на СЭМ-фотографиях.

Целью настоящей работы явилось количественное исследование изменений размеров и формы листовых пластинок при гербаризации, а также размеров пыльцевых зерен после ацетолизной обработки и в условиях высокого вакуума при СЭМ у представителей рода *Nymphaea* в Европейской России.

Материалы и методика

Исследована 41 популяция *Nymphaea candida* из Республики Карелия, Московской, Тверской, Челябинской, Липецкой, Иркутской и Мурманской областей, 5 популяций *N. alba* в дельте Волги (Астраханская обл.) и 3 популяций *N. tetragona* на юго-западном берегу оз. Байкал (Республика Бурятия). Схема местонахождения исследованных популяций и подробная информация о них даны в нашей статье (Volkova, Shipunov, в печати).

Для исследования обводили на бумаге контур наибольшей листовой пластинки одного растения из каждой популяции, измеряли ее максимальные длину и ширину и затем гербаризировали. Контуры листовых пластинок также обводили на бумаге и измеряли, когда листья были полностью высушены. Кроме того, гербаризировали цветки одного или нескольких растений из каждой популяции для последующего анализа размера пыльцевых зерен.

Для исследования формы листовых пластинок применили геометрическую морфометрию (метод тонких пластин, TPS). Этот подход позволяет исследовать разнообразие форм объектов, исключая размерный фактор (Bookstein, 1991;

Adams et al., 2002). Были использованы контуры листовой пластинки *N. candida* и *N. tetragona*, заимствованные из «Flora Nordica» (Uotila, 2001) и из «Illustrated Flora of Northern US and Canada» (Britton, Brown, 1913) в качестве «якорных образцов».

Для характеристики формы листовой пластинки методами TPS на ее контуре ставили 100 меток с равными промежутками между ними при помощи экранного дигитайзера tpsDig (Rohlf, 2001b). Начальная метка располагалась в вершине выемки между лопастями листовой пластинки. Координаты эталонной (усредненной) конфигурации, а также значения главных, относительных и частных трансформаций, характеризующие меру отличия образца от эталона, вычисляли при помощи программы tpsRelw, реализующей идею геометрической морфометрии в форме метода, аналогичного методу главных компонент (Rohlf, 2001a). Исходные координаты экземпляров нормировали относительно эталонной конфигурации при помощи прокрустова наложения, коэффициент шкалирования альфа принимали равным нулю.

Форму листьев до и после гербаризации сравнивали при помощи программы tpsRegr (Rohlf, 2005). Усреднение формы листовых пластинок проводили при помощи программы tpsSuper (Rohlf, 2003). Редактирование и конвертирование файлов данных производили при помощи вспомогательной программы tpsUtil (Rohlf, 2000).

Для исследования изменений размеров пыльцевых зерен после ацетолизной обработки провели ацетолиз пыльцы из 10 гербаризированных цветков по стандартной методике (Основы.., 2000). Затем размеры пыльцевых зерен (большой и малый экваториальный диаметр) были сопоставлены с аналогичными показателями для неацетолизированной пыльцы из тех же цветков (по 15—20 пыльцевых зерен из каждого цветка до и после ацетолиза).

Для исследования изменений размеров пыльцевых зерен в условиях высокого вакуума при СЭМ пыльцу прикрепляли к столику для СЭМ при помощи маникюрного лака, напыление проводили в ионнораспылительной установке IB-3 фирмы Eiko сплавом золота и палладия (примерная толщина напыления 25 нм). Микрографии получали при помощи сканирующего электронного микроскопа Camscan S-2 при ускоряющем напряжении 20 кВ в режиме SEI. Оцифровка изображения производилась при помощи компьютерной программы Scan Microcapture 2.20119 (разработчик А. В. Григорьев). Всего была сделана 421 микрофотография. Затем размеры пыльцевых зерен (большой и малый экваториальный диаметр) были сопоставлены с аналогичными промерами пыльцы из тех же цветков, сделанными под световым микроскопом.

Измерения неацетолизированной пыльцы проводили под световым микроскопом МИКМЕД-1 на временных препаратах (первые 15—20 пыльцевых зерен, обнаруженные в подходящем положении, — вид точно с полюса). Все измерения проводили при помощи окуляр-микрометра (×15) с точностью до 1 мкм на увеличении 1.5 × 15 × 40. Всего было измерено 564 пыльцевых зерна.

Для выявления различий и взаимосвязей между выборками метрических данных использовались соответственно параметрический тест Стьюдента и параметрический коэффициент корреляции Пирсона. Тест на соответствие распределения значений данных нормальному был проведен при помощи вспомогательной программы, написанной А. Б. Шипуновым на основе теста Шапиро—Уилкса. Для выявления различий в форме листовых пластинок использовался генерализованный тест Гудала (generalized Goodall F-test), реализованный в программе tpsRegr (Rohlf, 2005). Для классификации листьев по их форме методом геометрической морфометрии использовали анализ главных компонент, так как в этом случае мы имели дело с непрерывными переменными матрицы относительных деформаций. Для всех вычислений и графического представления результатов использовалась компьютерная статистическая среда R (R Development Core Team, 2004).

Результаты и обсуждение

Форма листовой пластинки. При классификации листовых пластинок методом главных компонент на основании их формы (данные геометрической морфометрии) можно выделить 3 области (рис. 1). Одна из этих областей (зона А) представлена исключительно листьями *N. alba* до гербаризации. Вторая область (зона В) представлена листьями *N. tetragona* и гербаризированными листьями растений из других регионов России. В центральной части этой области располагается якорный образец *N. tetragona*. Между зоной А и зоной В помимо якорного образца *N. candida* находятся все остальные исследованные листовые пластинки, включая несколько гербаризированных.

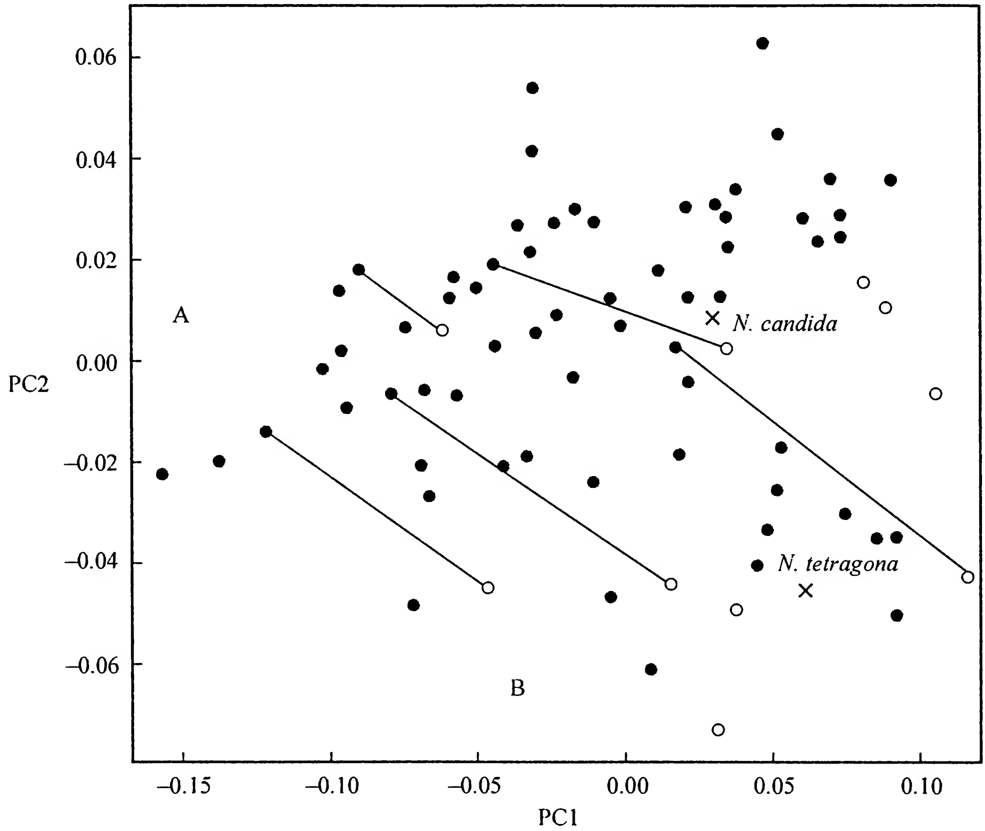


Рис. 1. Распределение исследованных растений в пространстве двух первых главных компонент анализа относительных деформаций контуров листовой пластинки.

Каждый лист обозначен кругом: зачерненные круги — листья до гербаризации, незачерненные круги — листья после гербаризации. Линии соединяют одни и те же листья до и после гербаризации. Крестиками обрзначены «якорные образцы» (см. Материалы и методика). Отграничены области растений из Астраханской обл. (зона А) и из Республики Бурятия (зона В).

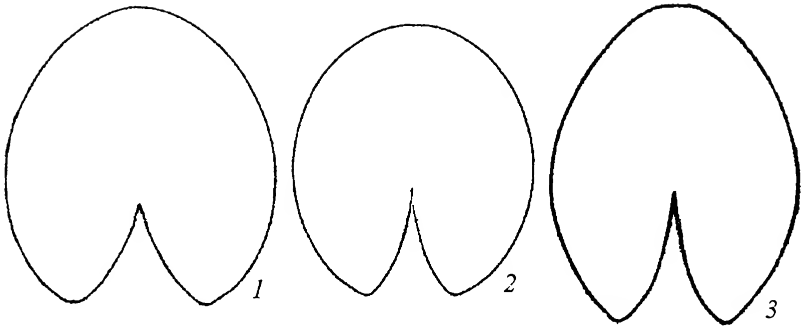


Рис. 2. Усредненные контуры листовых пластинок кувшинки для 3 различных групп листьев, выделенных по их форме.

1 — *Nymphaea alba* (рис. 1, зона А), *2* — *N. candida* (рис. 1, центральная область), *3* — *N. tetragona* (рис. 1, зона В).

Легко заметить, что после гербаризации листовые пластинки из зоны А «перемещаются» в центральную область или даже в зону В, а листовые пластинки из центральной области перемещаются в зону В (рис. 1). Различия по форме между одними и теми же листовыми пластинками до и после гербаризации высокодостоверны (generalized Goodall F-test: $p = 0$). При продвижении из зоны А в зону В листовые пластинки становятся более продолговатыми, более заостренными на конце, выемка между лопастями листа сужается и углубляется (рис. 2).

Длина и ширина одной и той же листовой пластинки до и после гербаризации различается с высокой степенью достоверности (тест Стьюдента: $N = 32$, $t = 2.9$, $Df = 63$; $p = 0.005$ и $t = 3.9$; $Df = 59$; $p = 0.0003$ соответственно). При гербаризации длина листовой пластинки без учета выбросов уменьшается в 1.05—1.4 раза (среднее арифметическое ± стандартное отклонение 1.3 ± 0.2) — эта величина отражает степень ее деформации в продольном направлении. Ширина листовой пластинки уменьшается в 1.15—1.5 раза (в среднем 1.35 ± 0.2) — эта величина отражает степень ее деформации в поперечном направлении. Степень деформации листовой пластинки в продольном направлении достоверно не связана ($r = 0.3$; $p = 0.1$) со степенью ее деформации в поперечном направлении. Коэффициент деформации листовой пластинки (отношение степени ее деформации в продольном направлении к степени ее деформации в поперечном направлении) колеблется от 0.75 до 1.1 (в среднем 0.9 ± 0.1).

Размеры пыльцевых зерен. Достоверные различия между размерами пыльцевых зерен одного и того же цветка до и после ацетолиза отсутствуют (тест Стьюдента: малый экваториальный диаметр: $t = 1.8$, $p = 0.1$; большой экваториальный диаметр: $t = 0.8$, $p = 0.5$, рис. 3).

Условия высокого вакуума, необходимого для СЭМ, приводят к заметной деформации пыльцевых зерен (рис. 3). Значения малого экваториального диаметра существенно уменьшаются при СЭМ (квартильный размах 30—36 мкм) по сравнению с 37—46 мкм по данным промеров под световым микроскопом, эти различия высокодостоверны (тест Стьюдента: $p \ll 0.01$). Значения большого экваториального диаметра у пыльцевых зерен после СЭМ достоверно не изменяются (тест Стьюдента: $p = 0.56$). Таким образом, на СЭМ-фотографиях пыльцевые зерна оказываются гораздо более вытянутыми, чем они есть на самом деле (квартильный размах отношения большого экваториального диаметра к малому 1.0—1.1 до СЭМ и 1.2—1.5 после СЭМ), эти различия высокодостоверны (тест Стьюдента: $p \ll 0.01$).

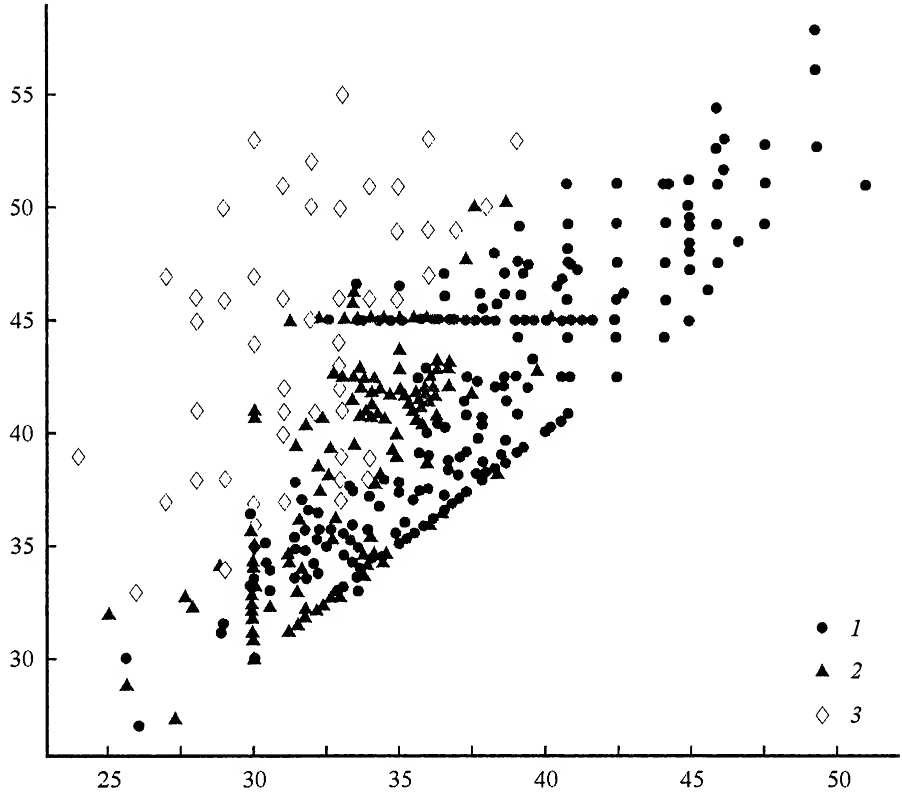


Рис. 3. Размеры пыльцевых зерен из гербаризованных цветков 3 видов кувшинки (*Nymphaea alba*, *N. candida*, *N. tetragona*).

1 — отсутствие последующей обработки, *2* — ацетолиз, *3* — СЭМ. По оси абсцисс — малый экваториальный диаметр, мкм; по оси ординат — большой экваториальный диаметр, мкм.

Наше исследование показало, что даже при тщательной гербаризации искажаются такие важные диагностические признаки, как размер и форма листовой пластинки кувшинки. Этот факт справедливо отмечался ранее (Uotila, 2001; Лисицына, 2003), хо́тя количественные исследования деформации листовых пластинок кувшинки при гербаризации на конкретных образцах были впервые проделаны лишь в настоящей работе. Надо отметить, что в связи со спецификой объекта качественная гербаризация кувшинок затруднена и требует больших временных затрат при сушке (Лисицына, 2003).

Нами также впервые показано, что характер различий формы листовой пластинки (Комаров, 1937; Маевский, 1976; Лисицына и др., 1993; Uotila, 2001) до и после гербаризации чрезвычайно сходен с характером межвидовых различий (листья с формой листовой пластинки, типичной для *N. alba*, после гербаризации приобретают типичную для *N. tetragona* форму). В связи с этим нужно более критически относиться к систематическим обработкам рода, так как они в основном проводятся на основе гербарного материала (Комаров, 1937; Маевский, 1974; Лисицына и др., 1993; Определитель.., 1995), что вызывает дополнительные трудности в диагностике видов кувшинки. По этой причине чрезвычайно важно исследовать морфологию кувшинок на живом материале (Uotila, 2001).

Ацетолизная обработка не изменяет существенно размерные характеристики пыльцевых зерен. Поэтому данные, полученные на ацетолизированной пыльце, могут использоваться для сравнения с данными, полученными для необработанных пыльцевых зерен. Размерные характеристики пыльцы кувшинки существенно искажаются при СЭМ. В связи с этим измерения пыльцевых зерен кувшинки на СЭМ-микрографиях, сделанные J. B. Muntendam с соавт. (1996), нельзя использовать для сравнения с данными по необработанной или ацетолизированной пыльце.

Разумеется, полученные нами результаты не следует без проверки распространять на другие группы растений, учитывая в особенности своеобразную морфологию листьев (Heslop-Harrison, 1955) и пыльцевых зерен (Куприянова, 1976) кувшинки. Однако наши исследования подчеркивают необходимость количественного изучения характера изменений растительного материала при традиционных способах его фиксации в ходе таксономических исследований.

Благодарности

Искренне благодарна всем, кто оказывал всестороннее содействие при сборе материала в полевых условиях: участникам летних практик Московской Гимназии на Юго-Западе (№ 1543), проходивших под руководством С. М. Глаголева; зам. директора по НИР природно-исторического заповедника «Аркаим» Е. Чибилеву, зам. директора по НИР Кандалакшского заповедника А. С. Корякину, доценту Липецкого университета К. И. Александровой, директору Байкальского заповедника В. И. Сутула и зам. директора по НИР Астраханского заповедника А. К. Горбунову. Благодарна также сотруднице каф. высших растений биологического факультета МГУ С. В. Полевовой за консультации в области палинологии, сотруднику зоологического музея МГУ И. Я. Павлинову за консультации в области геометрической морфометрии, А. Б. Шипунову и С. Р. Майорову за конструктивное обсуждение работы и ведущему инженеру МЛЭМ А. Г. Богданову за компетентную и доброжелательную помощь на сеансах электронной микроскопии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Комаров В. Л. Кувшинка — *Nymphaea* L. // Флора СССР. Л.; М., 1937. Т. 7. С. 6—12.

Крупкина Л. М. *Nymphaeceae* Salisb. — Кувшинковые // Флора Восточной Европы. СПб., 2001. Т. 10. С. 25—30.

Куприянова Л. А. Морфология пыльцы видов *Nymphaea* европейской части СССР // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 11. С. 1558—1563.

Лисицына Л. И. Гербаризация водных растений, оформление коллекций // Матер. школы по гидроботанике. Рыбинск, 2003. С. 49—56.

Лисицына Л. И., Папченков В. Г., Артеменко В. И. Род *Nymphaea* L. — Кувшинка // Флора водоемов Волжского бассейна. СПб., 1993. С. 136—137.

Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. 9-е изд. Л., 1964. 880 с.

Определитель сосудистых растений центра европейской части России / Под ред. И. А. Губанова и др. 2-е изд., дополн. и перераб. М., 1995. 560 с.

Основы микротехнических исследований в ботанике: справочное руководство / Р. П. Барыкина, Т. Д. Веселова, А. Г. Девятов и др. М., 2000. 127 с.

Adams D. C., Rohlf F. J., Slice D. E. Geometric morphometrics: ten years of progress following the «revolution» [electronic resource]. 2002. Mode of access: http://life.bio.sunysb.edu/morph.review/review.html.

Bookstein F. L. Morphometric tools for landmarks data. New York, 1991. 435 p.

Britton N., Brown A. An illustrated flora of Northern US, Canada and british possessions. 2nd ed. New York, 1913. 435 p.

Heslop-Harrisson J. Nymphaea // J. Ecol. 1955. Vol. 43. P. 719—734.

Muntendam J. B., Povel G. D. E., van der Velde G. Morphometric patterns in the *Nymphaea alba-candida* complex // Acta Bot. Neerl. 1996. Vol. 45. N 3. P. 279—302.

R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing, Vienna, 2004. ISBN 3-900051-00-3, http://www.R-project.org.

Rohlf F. J. tpsUtil — TPS utility program [Electronic resource]. 2000. Mode of access: http:/life.bio.sunysb.edu/morph/.

Rohlf F. J. tpsRelw: relative warps. Version 1.23 [Electronic resource]. 2001a. Mode of access: http://life.bio. sunysb. edu/morph/.

Rohlf F. J. tpsDig. Version 1.23 [Electronic resource]. 2001b. Mode of access: http://life.bio.sunysb.edu/morph/.

Rohlf F. J. tpsSuper. Version 1.12 [Electronic resource]. 2003. Mode of access: http://life.bio. sunysb.edu/morph/.

Rohlf F. J. tpsRegr. Version 1.31 [Electronic resource]. 2005. Mode of access: http://life.bio.sunysb.edu/morph/.

Vermeulen P. Studies in dactylorchids. Utrecht, 1947. 251 p.

Uotila P. Nymphaea L. // Flora Nordica. 2001. Vol. 2. P. 216—221.

SUMMARY

Shape and size of leaf blades and pollen grains are important diagnostical characters in many plant groups. However, quantitative investigations of changes of fresh plants during traditional treatments are almost lacking. We made quantitative investigations of changes of shape and size of fresh leaf blades during herbarization and also of pollen grains after acetolysis and in fine vacuum during SEM for *Nymphaea* species in the European Russia. We found out that during herbarization the length of the leaf blade decreases 1.05—1.4 times and its width decreases 1.15—1.5 times. Longtitudinal deformations of the leaf blade are not correlated significantly with its transversal deformations. There are no significant differences in size of pollen grains from one flower before and after acetolysis. Fine vacuum, which is essential for SEM, causes evident deformations of pollen grains (small equatorial diameter decreases sufficiently while big equatorial diameter remains almost constant).

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 581.9 (470.32)

© Н. Ю. Хлызова

НОВЫЕ СВЕДЕНИЯ О РАСПРОСТРАНЕНИИ РЕДКИХ ВИДОВ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ В ЦЕНТРАЛЬНОМ ЧЕРНОЗЕМЬЕ

N. Yu. KHLYZOVA. NEW DATA ON DISTRIBUTION OF RARE SPECIES OF AQUATIC PLANTS IN THE CENTRAL BLACK SOIL REGION

Воронежский государственный университет,
биолого-почвенный факультет, кафедра биологии и экологии растений
394006 Воронеж, Университетская площадь, 1
Факс (0732) 2-789-755
E-mail: khlyzova.59@mail.ru

Поступила 22.12.2006

Приводятся новые сведения о распространении 4 редких видов водных растений в Центральном Черноземье, из которых 2 — новые для флоры Липецкой обл.

Ключевые слова: редкие виды, водные растения, Центральное Черноземье, Россия.

В результате полевых исследований флоры водоемов лесостепной части бассейна Дона в течение последних лет, а также инвентаризации гербарных фондов кафедры биологии и экологии растений Воронежского государственного университета (ВГУ) (VOR) и Воронежского государственного природного биосферного заповедника (ВГПБЗ) (VGZ) получены новые сведения и уточнены особенности распространения некоторых редких видов водной флоры в Белгородской, Воронежской, Липецкой и Тамбовской областях.

Aldrovanda vesiculosa L. — редкий вид во флоре Восточной Европы, на территории России имеет дизъюнктивный ареал, встречается спорадически, преимущественно в районах со значительными участками водно-болотной растительности (Гельтман, 1988; Иконников, 2001). В Центральном Черноземье указан для Курской, Воронежской (Камышев, 1978) и Липецкой (Флоре.., 1996) областей. Его находки в Курской обл. в последние годы не подтверждаются (Полуянов, 2005). В Воронежской обл. отмечен в Поворинском и Новохоперском районах в окрестностях и на территории Хопёрского государственного заповедника (Попов, 1931; Камышев, Хмелев, 1976; Камышев, 1978). В этих пунктах известны его современные находки (Цвелёв, 1988а). Есть указания также для Бобровского р-на, где его отмечали в террасных водоемах Хреновского бора: оз. Моховое (Келлер, 1921); болота Моховые и Рыбные (Ванин, 1970). В гербарии ВГПБЗ нами обнаружен гербарный образец, указывающий на более широкое распространение этого вида в первой половине XX в.: «Хреновской бор, кв. 33, Журавлиное болото, 20 VIII 1930, М. В. Николаевская» (VGZ). Специально предпринятые нами поиски не подтвердили ни одну из этих находок при детальном обследовании болот и озер Хреновского бора. Вероятность сохранения вида в террасных водоемах этого лесного массива очень мала, так как с 1960-х годов наблюдается их усыхание и неуклонное сокращение площадей.

Этот процесс сопровождается пожарами и выгоранием торфа. В Липецкой обл. вид обнаружен нами сравнительно недавно в Грязинском р-не в оз. Моховом у с. Сошки (Флора.., 1996). При детальном обследовании водоемов в этом же районе в 2003—2006 гг. были выявлены новые местонахождения: 1) истоки р. Двуречка, 2 км севернее с. Сошки, выработанное сфагновое болото без названия, 9 IX 2004, Н. Хлызова (VOR, LE); 2) истоки р. Двуречка, 2.5 км севернее с. Сошки, оз. Лебяжье, 12 VIII 2005, она же (VOR, LE). По нашим наблюдениям, в годы с низким уровнем воды (2003—2005 гг.) характерна высокая численность вида и наличие особей с плодами и сформировавшимися семенами; при высоком уровне (2006 г.) фиксируются лишь отдельные экземпляры.

Caldesia parnassifolia (L.) Parl. — очень редкий вид водно-болотной флоры Восточной Европы. В европейской части России известен только в Центральном Черноземье: в Грайворонском и Борисовском районах Белгородской (Маевский, 1964, 2006; Камышев, 1978; Цвелёв, 1988а) и Новохоперском, Поворинском, Бобровском районах Воронежской (Раменский, 1915; Келлер, 1921; Маевский, 1964, 2006; Камышев, Хмелёв, 1976; Камышев, 1978; Цвелёв, 1988а, б) областей. Для флоры Белгородской обл. в настоящее время вид не указывается (Еленевский и др., 2004). Специально предпринятые нами поиски этого вида на сохранившихся болотных массивах Грайворонского р-на результатов не дали. Для Воронежской обл. он впервые указан Л. Г. Раменским (1915) как редкий вид боровых террасных болот. Его последние находки в окрестностях Хопёрского государственного заповедника (Поворинский, Новохоперский районы) известны в 1930—1940-х годах, а сам вид отнесен к числу давно исчезнувших (Цвелёв, 1988б). В Бобровском р-не он известен по литературным данным (Келлер, 1921) в оз. Моховом на территории Хреновского бора. При инвентаризации гербария ВГУ (VOR) нами был обнаружен гербарный образец, подтверждающий эти сведения: «Окр. Хренового, Хреновской бор, оз. Моховое, в воде, 30 VIII 1925. Экспедиция Раменского. Опр. С. В. Голицын». При детальном обследовании террасных водоемов Хреновского бора найти этот вид нам не удалось. Видимо, на территории Центрального Черноземья этот вид следует отнести к числу исчезнувших.

Ceratophyllum submersum L. — редкий вид во флоре водоемов средней полосы европейской части России (Цвелёв, 1982, 2001; Щербаков, 2006). Плодоносит не регулярно, поэтому его достоверное определение по вегетативным признакам затруднено. Согласно литературным сведениям (Камышев, 1978), редко встречается во всех областях Центрального Черноземья. Гербарные образцы, подтверждающие эти данные, отсутствуют (Цвелёв, 1982; Флора.., 1996). В Курской обл. известен только по сборам конца XIX—начала XX вв. (Полуянов, 2005). В связи с этим распространение вида в рассматриваемом регионе требует уточнения. Достоверно определяемые, плодоносящие экземпляры обнаружены в северо-восточной части Воронежской обл. в окрестностях и на территории Хопёрского государственного заповедника (Цвелёв, 1982, 1988б). Нами этот вид с хорошо развитыми плодами собран в следующих пунктах Воронежской обл.: Новохопёрский р-н, пос. им. XXII Партсъезда, балочный пруд, 20 VII 2005, Н. Хлызова (VOR); Таловский р-н: 1) Каменная степь, Докучаевское море, 19 VII 2002, Н. Хлызова, Т. Стрельцова (VOR); 2) там же, 19 VII 2005, Н. Хлызова, А. Ткаченко (VOR); Бобровский р-н, Хреновской бор, Хреновское лесничество, кв. 465, оз. Лагерное, 5 VIII 2004, Н. Хлызова (VOR); Петропавловский р-н, р. Криуша у с. Старая Криуша, 7 VIII 2005, Н. Хлызова, А. Ткаченко (VOR); Россошанский р-н: 1) р. Черная Калитва у с. Лощина, 2 VIII 2002, Н. Хлызова; 2) р. Черная Калитва, урочище Старая Мельница, в 5—6 км от с. Евстратовка, она же (VOR). В Белгородской обл. этот вид достоверно известен из двух пунктов — на реках Донецкая Сеймица в Прохоровском р-не и Оскол в Старооскольском р-не (Еленевский и др., 2004). Нами собран в Валуйском р-не: р. Валуй у сел. Рождественно и Насоново, июнь, 1995, Н. Хлызова (VOR). Для Тамбовской обл. сведения общего характера Н. С. Камышева (1978) конкретизируют указания о присутствии этого вида в водоемах Волжского бассейна (Лисицына и др., 1993). Нами он обнаружен в пределах лесостепной части бассейна Дона: 1) Токарёвский р-н: северная окраина пос. Токарёвка, заболоченная обводненная западина, 12 VIII 2006, Н. Хлызова (VOR); 2) Петровский р-н: окр. пос. Озёрки, обводненная западина у дороги, 20 VIII 2006, она же (VOR). Для Липецкой обл. вид приводится нами впервые: Добринский р-н, урочище Малая Дёмшинка, обводненные западины, 19 VIII 2006, Н. Хлызова (VOR, LE). Он не был включен в состав региональной флоры (Флора.., 1996) из-за отсутствия находок достоверно определяемых плодоносящих экземпляров.

Ceratophyllum tanaiticum Sapjeg. — эндем флоры Восточной Европы, в Волжско-Донском флористическом районе встречается только на юго-востоке (Цвелёв, 2001). В Воронежской обл. известен в ее юго-восточной части, где обитает в мелководных, пересыхающих к концу лета водоемах в окрестностях и на территории Хопёрского государственного заповедника (Цвелёв, 19892, 1988б; Печенюк, 1999). Нами обнаружен в обводненных западинах лиманных солонцово-болотных комплексов в Верхнехавском р-не: 1) южная окраина с. Верхняя Луговатка, оз. Моховое, 1 VIII 2005, Н. Хлызова, А. Ткаченко; 2) южная окраина с. Верхняя Луговатка, оз. Гусиное, 12 VIII 2005, они же; 3) юго-западная окраина с. Верхняя Луговатка, оз. Кругленькое, 1 IX 2006, они же; 4) западная окраина с. Верхняя Луговатка, оз. Ярцево (Кубик), 1 IX 2006, они же; 5) мелководная обводненная западина у поворота на с. Охочевка, 28 VIII 2006, они же; 6) южная окраина с. Нижняя Байгора, оз. Битюцкое, 12 VIII 2005, они же (все образцы — VOR, LE). В Липецкой обл. собран нами впервые: Добринский р-н, лиманный комплекс у с. Приозёрное, западинные озера Колдав, Рыбкино, Боярское, Озеречко, 28 VIII 2006. Н. Хлызова, А. Ткаченко (VOR, LE). Ранее для этого региона не указывался (Флора.., 1996). Выявленные новые местонахождения располагаются более чем на 100 км севернее широты г. Воронежа, по которой ранее проводилась северная граница распространения вида (Щербаков, 1988).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ванин А. А. Редкие травянистые и кустарниковые растения — памятники природы в Хреновском бору // Памятники природы Воронежской области. Воронеж, 1970. С. 120—124.

Гельтман Д. В. *Aldrovanda vesiculosa* L. / Красная книга РСФСР. М., 1988. С. 165—166.

Еленевский А. Г., Радыгина В. И., Чаадаева Н. Н. Растения Белгородской области (конспект флоры). М., 2004. 102 с.

Иконников С. С. Семейство *Droseraceae* Salisb. Флора Восточной Европы. Т. 10. СПб., 2001. С. 302—305.

Камышев Н. С. Флора Центрального Черноземья и ее анализ. Воронеж, 1978. 116 с.

Камышев Н. С., Хмелёв К. Ф. Растительный покров Воронежской области и его охрана. Воронеж, 1976. 184 с.

Келлер Б. А. Растительность Воронежской губернии. Матер. по естеств.-историч. исслед. Воронежской губ. Вып. 2. Воронеж, 1921. С. 1—122.

Лисицына Л. И., Папченков В. Г., Артеменко В. И. Флора водоемов Волжского бассейна: Определитель цветковых растений. СПб., 1993. 220 с.

Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. 9-е изд. / Под ред. Б. К. Шишкина. Л., 1964. 880 с.

Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. М., 2006. 600 с.

Печенюк Е. В. Пойменные болота Хопёрского заповедника — местообитания редких видов растений // Заповедное дело: Науч.-метод. зап. Комиссии по заповед. делу РАН. М., 1999. Вып. 5. С. 79—85.

Полуянов А. В. Флора Курской области. Курск, 2005. 264 с.

Попов Т. И. О *Thymus kelleri* и некоторых редких и новых для Воронежской губернии растениях // Двадцать пять лет научно-педагогической деятельности Б. А. Келлера (1902—1927). Воронеж, 1931. С. 7—11.

Раменский Л. Г. О геоботаническом исследовании лугов, болот и водоемов Воронежской губернии 1911—1914 г. // Матер. по опытному делу Воронежской губернии: Тр. губернск. комиссии по опытному делу. Воронеж, 1915. С. 48—72.

Флора Липецкой области / К. И. Александрова, М. В. Казакова, В. С. Новиков и др. Ред. В. Н. Тихомиров. М., 1996. 376 с.

Цвелёв Н. Н. О некоторых редких и заносных растениях европейской части СССР, 3 // Новости систематики высших растений. Л., 1982. Т. 19. С. 225—231.

Цвелёв Н. Н. Caldesia parnassifolia (L.) Parl. Красная книга РСФСР. М., 1988а. С. 27—28.

Цвелёв Н. Н. Флора Хопёрского государственного заповедника. Л., 1988б. 191 с.

Цвелёв Н. Н. Семейство *Ceratophyllaceae* S. F. Gray / Флора Восточной Европы. СПб., 2001. С. 30—33.

Щербаков А. В. Ceratophyllum tanaiticum Sapjeg. /Красная книга РСФСР. М., 1988. С. 27—28.

Щербаков А. В. Семейство *Ceratophyllaceae* S. F. Gray / Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. М., 2006. С. 233—234.

SUMMARY

New information is given on distribution of 4 rare aquatic plant species in the Central Black Soil Region. 2 species among them are new to the Lipetsk Region.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.35

© **Т. С. Седельникова,[1] А. В. Пименов,[1] А. А. Онучин,[1] В. Янковска[2]**

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ХВОЙНЫХ В ДЕНДРАРИЯХ И ПАРКОВЫХ НАСАЖДЕНИЯХ

T. S. SEDEL'NIKOVA, A. V. PIMENOV, A. A. ONUCHIN, V. JANKOVSKA. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME CONIFEROUS SPECIES IN ARBORETUMS AND RECREATION PARKS

[1] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок
Факс: (3912) 43-36-86
E-mail: Institute@forest.akadem.ru
[2] Institute of Botany, Academy of Sciences of the Czech Republic
CZ-60300 Brno, Poříči 3b
E-mail: jankovska@brno.cas.cz

Поступила 04.05.2007

Приведены числа хромосом представителей сем. *Cupressaceae*: *Thuja orientalis* и *Pinaceae*: *Picea abies*, *Pinus contorta* × *P. banksiana*, *P. monticola*, *P. mugo*, *P. peuce*, *P. pinaster*, *P. ponderosa*, *P. strobiformis*, *P. sylvestris*, *P. uncinata*.

Ключевые слова: числа хромосом, *Cupressaceae*, *Pinaceae*.

CUPRESSACEAE Bartl.

Thuja orientalis L. (= *Biota orientalis* (L.) Endl. = *Platycladus orientalis* (L.) Franco), **2n = 22**, Российская Федерация, Ставропольский край, г. Ессентуки, парк «Лечебный», 2006, Седельникова; **2n = 22**, миксоплоиды **(2n = 22, 33)**, **(2n = 22, 33, 44)**, Кыргызская Республика, г. Чолпон-Ота, дендрарий «Долинка» ИЛиО НАН КР, 2006, Онучин.

PINACEAE Lindl.

Picea abies (L.) Karst. (= *P. excelsa* (Lam) Link), **2n = 24**, миксоплоиды **(2n = 24, 48)**, Франция, окр. г. Парижа, парковые насаждения, 2006, Стукалов.

Pinus contorta Dougl. ex Loud. × *Pinus banksiana* Lamb., **2n = 24**, миксоплоиды **(2n = 24, 36)**, **(2n = 24, 48)**, Чешская Республика, г. Пльзень, дендрарий «Софронка», 2005, Янковска.

P. monticola Dougl. ex D. Don., **2n = 24**, Чешская Республика, г. Пльзень, дендрарий «Софронка» (интродукция из Кер-д'Ален, Айдахо, США), 2005, Янковска.

P. mugo Turra (= *P. montana* Mill.), **2n = 24**, миксоплоиды **(2n = 24, 48)**, Чешская Республика, горный массив Крконоше (Северная Чехия), 2005, Янковска.

P. peuce Griseb., **2n = 24**, Чешская Республика, г. Пльзень, дендрарий «Софронка» (интродукция из Перистер, Македония), 2005, Янковска.

P. pinaster Ait (= *P. maritima* Poir.), **2n = 24**, миксоплоиды **(2n = 24, 36),** Чешская Республика, г. Пльзень, дендрарий «Софронка» (интродукция из Сербии), 2005, Янковска.

P. ponderosa Laws., **2n = 24**, Кыргызская Республика, Восточное Прииссыккулье, Аксуйское лесное опытное хозяйство ИЛиО НАН КР, пос. Теплоключенка, 2006, Онучин.

P. strobiformis Engelm., **2n = 24**, Чешская Республика, г. Пльзень, дендрарий «Софронка» (интродукция из Грин Ли, Аризона, США), 2005, Янковска.

P. sylvestris L. **2n = 24**, миксоплоиды **(2n = 24, 48),** Российская Федерация, Ставропольский край, г. Ессентуки, парк Победы, 2006, Седельникова; **2n = 24**, Чешская Республика, окр. пос. Прзимда; **2n = 24**, Чешская Республика, окр. г. Краслице, 2005, Канак; **2n = 24**, Чешская Республика, окр. г. Дечин, 2005, Канак; **2n = 24**, миксоплоиды **(2n = 24, 48),** Чешская Республика, окр. пос. Доупов-Валек, 2005, Канак.

P. uncinata Mill. ex Mirb., миксоплоиды **(2n = 24, 25)**, **(2n = 24, 48)**, **(2n = 24, 25, 48)**, Чешская Республика, г. Пльзень, дендрарий «Софронка» (интродукция из Ла Кабанезе, Пиренеи, Испания), 2005, Янковска.

Образцы сборов хранятся в Гербарии Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и Белорусского Республиканского фонда фундаментальных исследований (проект РФФИ-БРФФИ № 06-04-81026).

SUMMARY

Chromosome numbers of representatives of *Cupressaceae* (*Thuja orientalis* L.) and *Pinaceae* (*Picea abies* (L.) Karst., *Pinus contorta* Dougl. ex Loud. × *Pinus banksiana* Lamb., *Pinus monticola* Dougl. ex D. Don., *P. mugo* Turra, *P. peuce* Griseb., *P. pinaster* Ait, *P. ponderosa* Laws., *P. strobiformis* Engelm., *P. sylvestris* L., *P. uncinata* Mill. ex Mirb.) in arboretums and recreation parks of Russia, Czech, Kyrgezstan, France are given.

УДК 582.892 : 576.316.7 (571.63) Бот. журн., 2008 г., т. 93. № 1

© Л. С. Лауве, О. Л. Бурундукова, Т. И. Музарок, Ю. Н. Журавлев

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ЖЕНЬШЕНЯ *PANAX GINSENG* (*ARALIACEAE*)

L. S. LAUVE, O. L. BURUNDUKOVA, T. I. MUZAROK, Yu. N. ZHURAVLEV.
CHROMOSOME NUMBERS OF *PANAX GINSENG* (*ARALIACEAE*)

Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения РАН, Лаборатория биотехнологии
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
E-mail: burundukova@ibss.dvo.ru

Поступила 14.06.2006
Окончательный вариант получен 13.03.2007

Приведены новые данные о числах хромосом для *Panax ginseng*. У образцов из коллекционного питомника выявлено новое хромосомное число 2n = 24.

Ключевые слова: *Panax ginseng*, *Araliaceae*, числа хромосом, Приморский край, Российский Дальний Восток.

Числа хромосом определяли у вегетирующих растений из коллекционного питомника Биолого-почвенного института Дальневосточного отделения (БПИ ДВО) РАН, Коллекция сформирована из дикорастущих растений, собранных в различных районах Приморского края в 1996—2004 гг.

Panax ginseng C. A. Mey., **2n = 24, 2n = 48**, миксоплоиды (**2n = 6, 12, 24, 30, 36, 48**), (**2n = 12, 24, 30, 36, 48, 72**), Приморский край, Хасанский р-н, 1996; **2n = 24**, миксоплоиды (**2n = 6, 12, 24, 48**), Приморский край, Чугуевский р-н, 1996; **2n = 24**, миксоплоиды (**2n = 6, 12, 14, 16, 18, 24, 30, 32, 36, 42, 48, 54**), Приморский край, Чугуевский р-н, 2002; **2n = 24** миксоплоиды (**2n = 6, 12, 14, 16, 18, 24, 26, 30, 32, 36, 42**), Приморский край, Спасский р-н, 2002; **2n = 24**, миксоплоиды (**2n = 6, 12, 14, 16, 18, 24, 26, 30, 32, 36**), (**2n = 6, 12, 14, 16, 18, 24, 26, 30, 32, 36, 42, 60**), Приморский край, Спасский р-н, 2003; **2n = 24**, миксоплоиды (**2n = 6, 12, 16, 18, 24, 30, 32, 36, 48**), Приморский край, Дальнереченский р-н, 2004.

Женьшень настоящий — редкий исчезающий вид, представитель реликтового сем. *Araliaceae*, облигатный сциофит хвойно-широколиственных лесов Юго-Восточной Азии. Современный ареал женьшеня значительно сократился, природные популяции сохранились, вероятнее всего, только на территории российского Приморья и в Китае в провинциях Дзилинь и Хейлунцзян (Журавлев, Коляда, 1996). По данным кариологических исследований, проведенных в Японии и Китае в 1930—1980-е годы, для *Panax ginseng* известны 2 хромосомных числа: 2n = 44 (Sugiura, 1936 — цит. по: Yi et al., 2004; Graham, 1966 — цит. по: Yi et al., 2004; Yang, 1981 — цит. по: Yi et al., 2004) и 2n = 48 (Harn, Whang, 1963 — цит. по: Yi et al., 2004; Cui, 1983 —цит. по: Yi et al., 2004; Index.., 1988, 1996). На российском Дальнем Востоке также были выявлены 2 хромосомных числа: 2n = 44 (Грушвицкий, 1961) и 2n = 48 (Гурзенков, Коляда, 1996).

Современные цитогенетические исследования проведены преимущественно на каллусных линиях женьшеня. Число хромосом 2n = 48 определено у трансформированных штаммов в Корее (Hwang et al., 1993). Каллусные линии, полученные в Лаборатории биотехнологии БПИ ДВО РАН, характеризуются хромосомной вариабельностью от 2n = 6 до 2n = 96 и преобладанием клеток с 2n = 48 (Булгаков и др., 2000; Козыренко и др., 2001). В ходе сравнительных исследований трансгенных штаммов каллусных линий и интактных растений высокая степень хромосомной мозаичности была обнаружена не только у клеточных линий, но и у листьев и корней растений женьшеня, при этом проростки содержали клетки с преобладанием 2n = 48, а листья взрослых растений — 2n = 24 (Булгаков и др., 2000). Первоначально число хромосом 2n = 24 не было оценено как новое, поскольку предполагалось, что различие в уровне плоидности проростков и взрослых растений связано с возрастными изменениями.

Исследования 30 растений из 4 популяций коллекционного питомника, проведенные нами в 2001—2004 гг., показали, что для всех растений характерна высокая хромосомная вариабельность, при этом 40—50 % от общего числа просмотренных метафазных пластинок составляют клетки с числом хромосом 2n = 24, новым для женьшеня. Данное число характерно как для проростков, так и для взрослых растений.

Кариологическая нестабильность ранее была показана еще у 2 видов рода *Panax* L. У гималайских популяций *P. pseudoginseng* subsp. *himalaicus* Hara было определено число хромосом **2n = 24** в отличие от **2n = 48** у *P. pseudoginseng* subsp. *japonicus* Hara, распространенного в Японии (Kurosava, 1966). Современные исследования подтвердили число хромосом **2n = 48** у *P. japonicus* C. A. Mey на материале из Японии (Nakata et al., 2000), в то время как для разновидностей *P. japonicus*, распространенных в Китае, известно число хромосом **2n = 24** (Yang, 1981 — цит. по: Nakata et al., 2000). Однако в современной системе рода прежние разновидности полиморфных видов *P. japonicus* и *P. pseudoginseng* приобрели статус самостоятельных видов, для которых уже характерно стабильное число хромосом: *P. japonicus* C. A. Mey. (**2n = 48**) — эндемичный вид Японских островов; *P. pseudoginseng* Wall. (**2n = 24**) распространен в Гималаях; *P. sinensis* J. Wen (**2n = 24**), *P. bipinnatifidus* Seem. (**2n = 48**), *P. stipuleanatus* Tsai et Feng (**2n = 24**) распространены в Китае (Wen, Zimmer, 1966; Nakata et al., 2000; Wen, 2001; Yi et al., 2004).

Современные исследования филогении рода *Panax* позволяют оценить степень близости *P. ginseng* к другим представителям рода, в том числе и к *P. ginseng* из Приморья (Wen, Zimmer, 1996; Zhu et al., 2003; Lee, Wen, 2004; Артюкова и др., 2005). На филогенетическом древе в кладе *Panax* выделяются 2 устойчивые группы, соответствующие секциям *Panax* и *Pseudoginseng*, подрод *Panax* (Wen, 2001; Артюкова и др., 2005). Сравнение нуклеотидных последовательностей ITS региона ядерной рДНК показало, что образец *P. ginseng* синегорской популяции из Приморья достоверно включился в состав секции *Panax*, был идентичен образцу из Кореи (GenBank, № U41682) и сформировал сестринскую пару с тетраплоидным видом *P. japonicus* C. A. Mey (GenBank, N U41702) из Японии и общий кластер с тетраплоидным *P. quinquefolius* L (GenBank, N U41687) из Америки (Артюкова и др., 2005). Близкое родство географически удаленных тетраплоидных видов подтверждают и результаты секвенирования хлоропластного trnK и ядерного 18s rRNA генов, что также проявляется в формировании этими видами отдельного кластера «Northern Clade» (Zhu et al., 2003).

Второй круг родства *P. ginseng*, согласно положению видов на филогенетическом древе, формируют оставшиеся представители секции *Panax*. Предполагается, что эта большая группа габитуально сходных видов (прежних разновидностей *P. pseudoginseng* и *P. japonicus*), распространенных в Восточной Азии, является наиболее молодой и активно эволюционирующей в настоящее время (Wen, Zimmer, 1996; Артюкова и др., 2004; Lee, Wen, 2004). К сожалению, данные о числах хромосом известны только для некоторых представителей этой группы: диплоидное (**2n = 24**) для *P. notoginseng* (Burkill) F. H. Chen ex C. H. Chow и *P. sinensis* J. Wen и тетраплоидное (**2n = 48**) для *P. bipinnatifidus* Seem. var. *angustifolius* (Burkill) J. Wen (Yi et al., 2004).

Обособленное — базальное положение на древе клада, объединяющего диплоидные виды *P. pseudoginseng* и *P. stipuleanatus* (подсекции *Pseudoginseng*), свидетельствует о более примитивных позициях этих видов в роде и о значительной филогенетической дистанции между *P. pseudoginseng* и *P. ginseng* (в том числе и образца из исследуемой нами синегорской популяции из Приморья) (Wen, Zimmer, 1996; Zhu et al., 2003; Lee, Wen, 2004; Артюкова и др., 2005).

Благодарности

Авторы благодарят Н. С. Пробатову за консультации и предоставленную возможность работы с литературой из личной библиотеки.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке программы Отделений РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами» 04-1-ОБН-034.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артюкова Е. В., Гончаров А. А., Козыренко М. М. и др. Филогенетические связи в Дальневосточных Аралиевых по результатам сравнения последовательностей ITS региона ядерной рДНК // Генетика. 2005. Т. 41. № 6. С. 800—810.

Булгаков В. П., Лауве Л. С., Чернодед Г. К. и др. Хромосомная вариабельность клеток женьшеня, трансформированных растительным онкогеном *rol*C // Генетика. 2000. Т. 36. № 2. С. 209—216.

Грушвицкий И. В. Женьшень: вопросы биологии. Л., 1961. 344 с.

Гурзенков Н. Н., Коляда А. С. Изучение кариотипа *Panax ginseng* C. A. Meyer (*Araliaceae*) // Биологические исследования на Горнотаежной станции. Уссурийск, 1996. Вып. 3. С. 101—105.

Журавлев Ю. Н., Коляда А. С. Araliaceae: женьшень и другие. Владивосток, 1996. 280 с.

Козыренко М. М., Артюкова Е. В., Лауве Л. С. и др. Генетическая изменчивость каллусных линий женьшеня *Panax ginseng* // Биотехнология. 2001. № 1. С. 19—26.

Cui Q. H. Studies on karyotype and Giemsa staining of *Panax ginseng* // Rep. and Abstr. 50th Anniversary of Botanical Society of China. Beijing, 1983. P. 548.

Graham S. A. The genera of *Araliaceae* in the southeastern United States // J. Arnold. Arbor. 1966. N 47. P. 126—136.

Harn C., Whang J. Development of female gametophyte of *Panax ginseng* // Korean J. Bot. 1963. N 6. P. 3—6.

Hwang B., Song J. J., Ko K. M., Kang Y. H. Cytogenetic and histological characteristics of ginseng hairy root transformed by *Agrobacterium rhizogenes* // Korean J. Bot. 1993. N 36. P. 75—81.

Index to plant chromosome numbers 1984—1985 / Ed. by Goldblatt P. // Monograph. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1988. Vol. 23. 264 p.

Index to plant chromosome numbers 1992—1993 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson. // Monograph. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1996. Vol. 58. 276 p.

Kurosawa S. Cytological studies on some Eastern Himalayan plants / The Flora of Eastern Himalaya. Hara H. (ed.). Univ. Tokyo, 1966. P. 658—670.

Lee C., Wen J. Phylogeny of *Panax* using chloroplast trnC-trnD intergenic region and the utility of trnC-trnD in interspecific studies of plants // Mol. Phyl. Evol. 2004. Vol. 31. N 3. P. 894—903.

Nakata M., Kohda H., Takeuchi M. A chromosome observation on *Panax japonicus* (*Araliaceae*) using conventional orcein staining and fluorescent chromosome banding with CMA and DAPI // Bull. Bot. Gard. Toyama. 2000. N 5. P. 45—51.

Sugiura T. A list of chromosome numbers in angiospermous plants. II // Proc. Imp. Acad. Tokyo, 1936. Vol. 12. N 5. P. 144—146.

Wen J. Species diversity, nomenclature, philogeny, biogeography, and classification of the ginseng genus (*Panax* L., *Araliaceae*) // Utilization of biotechnological, genetic and cultural approaches for North American and Asia ginseng inprovement. Proceedings of the International Ginseng Workshop 2001 (Proc. Int. Ginseng Wp.). Vancouver, 2001. P. 69—72.

Wen J., Zimmer E. A. Phylogeny and biogeography of *Panax* L. (the ginseng genus, *Araliaceae*): inferences from ITS sequences of nuclear ribosomal DNA // Mol. Phyl. Evol. 1996. Vol. 6. N 2. P. 176—177.

Yang D. Q. The cyto-taxonomic studies on some species of *Panax* L. // Acta Phytotax. Sin. 1981. N 19. P. 298—303.

Yi T., Lowry P. P., Plunkett G. M., Wen J. Chromosomal evolution in *Araliaceae* and close relatives // Taxon. 2004. Vol. 53. N 4. P. 987—1005.

Zhu S., Fushimi H., Cai S. Q., Komatsu K. Phylogenetic relationship in the genus *Panax*: inferred from chloroplast trnK gene and nuclear 18S rRNA gene sequences // Planta Medica. 2003. Vol. 69. N 7. P. 647—653.

SUMMARY

New data on the chromosome numbers of *Panax ginseng* C. A. Mey are presented. A new chromosome number 2n = 24 is revealed in specimens from a collection nursery.

© Н. С. Пробатова,[1] А. А. Гнутиков,[2] Э. Г. Рудыка,[1] В. В. Чепинога[2]

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ВИДОВ РАСТЕНИЙ ИЗ БАЙКАЛЬСКОЙ СИБИРИ

N. S. PROBATOVA, A. A. GNUTIKOV, E. G. RUDYKA, V. V. CHEPINOGA.
CHROMOSOME NUMBERS OF SOME PLANT SPECIES FROM BAIKAL SIBERIA

[1] Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
E-mail: probatova@ibss.dvo.ru
[2] Иркутский госуниверситет
Иркутск

Поступила 10.05.2007

Приводятся числа хромосом (2n) для 60 видов флоры Прибайкалья (Восточная Сибирь) из 49 родов и 28 семейств. Впервые исследованы в кариологическом отношении 7 видов: *Astragalus sericeocanus* Gontsch. (2n = 16), *Bromopsis korotkiji* (Drob.) Holub (2n = 56), *Deschampsia altaica* (Schischk.) Nikiforova (2n = 26), *D. turczaninowii* Litv. (2n = 26), *Dimorphostemon pectinatus* (DC.) Golubk. (2n = 14), *Puccinella interior* Sörensen (2n = 28), *Sparganium rothertii* Tzvel. (2n = 30). Для ряда видов установлены новые или малоизвестные числа хромосом. Многие виды исследованы впервые на территории Российской Федерации (РФ), Сибири или Прибайкалья.

Ключевые слова: числа хромосом, флора, Байкальская Сибирь, Иркутская обл., Читинская обл., Республика Бурятия.

Публикуемая работа начинает, по существу, новый этап кариологических исследований флоры Прибайкалья, куда входят Иркутская обл., Республика Бурятия и Читинская обл. (см. краткий обзор: Чепинога В., Чепинога А., 2005), возобновившихся после сводки Р. Е. Крогулевича и Т. С. Ростовцевой (1984). Недавно нами уже были приведены результаты изучения чисел хромосом у некоторых растений из Читинской обл. (Пробатова и др., 2007б).

Числа хромосом определили А. А. Гнутиков (А. Г.) и Э. Г. Рудыка (Э. Р.) на материале, собранном авторами в природных условиях или выращенном в теплице БПИ ДВО РАН (г. Владивосток) из природных семян. Определения исследованных образцов выполнил преимущественно В. В. Чепинога. Комментарии составила и сообщение подготовила Н. С. Пробатова. Инвазивные виды (заносные и одичавшие из культуры) отмечены значком +. Звездочкой отмечены впервые исследованные виды и новые (не известные ранее для вида) числа хромосом.

Желая сократить количество источников в комментариях, мы даем здесь ссылки преимущественно на справочные издания и «индексы» (Index).

Гербарные образцы изученных растений хранятся в Гербарии (VLA) при БПИ ДВО РАН, г. Владивосток и в Гербарии им. проф. В. И. Смирнова Иркутского университета (IRKU), г. Иркутск.

ACORACEAE

Acorus calamus L., **2n = 24** (А. Г.). Республика Бурятия, Мухор-Шибирский р-н, левый берег р. Хилок, напротив пос. Подлопатки, на мелководье в старице, 13 VI 2006, № 271, И. Енущенко, И. Саловаров; Иркутская обл.: 1) Тулунский р-н, пос. Перфилово, р. Манут, по берегу реки, 20 VII 2006, № 292, А. Гнутиков, В. Чепинога; 2) Заларинский р-н, пос. Хор-Тагна, пойма р. Тагна, заросли аира в сыром понижении, 16 VII 2005, № 15241 (234), А. Гнутиков, В. Чепинога.

Почти голарктический водно-болотный вид. В Сибири *A. calamus* распространен в южных районах, в Восточной Сибири он исследован впервые. Однако у *A. calamus* гораздо чаще выявляется число хромосом 2n = 36: на российском Дальнем Востоке (РДВ) — в Приморском крае (бассейн оз. Ханка), на Сахалине и на Курильских островах (о-в Кунашир), вне РДВ — на Украине, в Европейской России и на Алтае (Рудыка, 1990; Пробатова и др., 2006б; 2007а) и оно же приводится для *A. calamus* чаще других в мировой литературе, где для этого вида приводили 2n = 18, 24, 36, 42, 44, 45, 48 (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1981, 1988, 1991; Агапова и др., 1990). Однако в последнее время с побережья оз. Ханка у *A. calamus* стало известно и гораздо более редкое число хромосом — 2n = 24 (наши данные). Если, как предполагалось, число хромосом 2n = 36 является триплоидным, то, возможно, не все популяции на РДВ и в Сибири стерильны. В последнее время для *A. calamus* сообщаются также 2n = 35, 44, 66 (два последних числа — из Китая), а 2n = 24 приводится (в специальной работе по роду *Acorus*) для других видов этого рода — *A. gramineus* Sol. и *A. tatarinowii* Schott (Wang H. et al., 2001 — цит. по: Index.., 2006). Ранее из Кореи для *A. gramineus* также приводили 2n = 24 (см.: Chromosome Index.., 2004). Необходимы специальные исследования кариотаксономической ситуации в роде *Acorus* на территории РФ. Из Прибайкалья была описана разновидность *A. calamus* var. *angustatus* Bess. и вид *A. triqueter* Turcz. ex Schott., а из Северо-Восточного Китая — *A. asiaticus* Nakai, вызывавшие, однако, сомнения (Цвелёв, 1996).

ALLIACEAE

Allium bidentatum Fisch. ex Prokh., **2n = 16** (Э. Р.). Республика Бурятия, Селенгинский р-н, в 1 км к югу от с. Ново-Селенгинск, каменистая горная степь с миндалем, 11 IX 2004, № 9395, Н. Пробатова, В. Селедец.

Преимущественно южносибирско-центральноазиатский скально-степной вид; изредка заносится и в южную часть РДВ (где он еще не исследован). Для *A. bidentatum* из Читинской и Иркутской областей (а также из Китая) указывали 2n = 32, но с северо-восточного побережья Байкала уже было однажды приведено диплоидное число хромосом 2n = 16 (см.: Агапова и др., 1990; Index.., 1991, 1998, 2003). Полиморфный вид.

APIACEAE

Cicuta virosa L., **2n = 22** (А. Г.). Иркутская обл., Зиминский р-н: 1) в 3 км к юго-западу от пос. Новолетники, левый берег р. Оки, по берегу протоки, 8 VII 2005, № 158, В. Чепинога, А. Гнутиков; 2) пос. Зулумай, на берегу старицы р. Зима, 13 VII 2005, № 15111 (211), А. Гнутиков, В. Чепинога.

Евразиатский водно-болотный вид. Многочисленные авторы почти единодушны в отношении числа хромосом у *C. virosa*: 2n = 22, хотя приводили также 2n = = 22 + 0 –1B и 2n = 44. На РДВ вид был исследован на образцах с Камчатки, Сахалина, Южных Курил и из Приморского края; в Сибири этот вид также исследовали неоднократно: 2n = 22 (см.: Index.., 1968, 1981, 1985, 1988, 1991, 1994, 1998, 2003; Хромосомные.., 1969; Пробатова и др., 1989; Агапова и др., 1990).

ARACEAE

Calla palustris L., **2n = 36** (А. Г.). Иркутская обл.: 1) Тулунский р-н, окр. пос. Едогон, пруд р. Едогон у старого тракта, сплавина, 21 VII 2006, № 309, А. Гнутиков, В. Чепинога; 2) Зиминский р-н, пос. Батама, Батаминский пруд, на сплавине у западного берега, 10 VII 2005, № 14783 (188), А. Гнутиков, В. Чепинога.

Почти голарктический водно-болотный вид. Число хромосом 2n = 36 (4x) неоднократно выявляли ранее в Приморском крае и на Сахалине (Соколовская, Пробатова, 1985; Шаталова, 2000; Пробатова и др., 2001; Probatova et al., 2006); его же приводили из Сибири, бассейн р. Обь (см.: Агапова и др., 1990). Из Восточной Сибири число хромосом у *C. palustris* нами приводится впервые. Однако из европейской части ареала *C. palustris* обычно сообщается 2n = 72 (8x) (Агапова и др., 1990; Index.., 1981, 1990, 1991, 1994). Иногда для вида сообщали также 2n = 60, 63, 69, 70 (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1988). Как видно, сибирские и дальневосточные популяции вида отличаются по уровню плоидности от европейских, так что возможна таксономическая неоднородность вида. Сибирско-Дальневосточная часть ареала *C. palustris*, вероятно, является более древней, однако 2n = 36 выявляли и в Канаде. Географическое распространение рас *C. palustris* с различной плоидностью заслуживает специального внимания.

ASCLEPIADACEAE

Vincetoxicum sibiricum (L.) Decne., **2n = 24** (Э. Р.). Читинская обл., Шилкинский р-н, в 3 км к востоку от ж.-д. ст. Холбон, щебнистый склон сопки, у подножия, 10 IX 1992, № 8076, С. Кудрин.

Южносибирско-центральноазиатско-дальневосточный скально-степной вид; изредка встречается и в южной материковой части РДВ (преимущественно в бассейне Амура). Из Сибири (Тува) для этого вида как «*Antitoxicum sibiricum*» уже указывалось число хромосом 2n = 24 (см.: Агапова и др., 1990), и, скорее всего, это указание до сих пор оставалось для вида единственным.

ASTERACEAE

Artemisia palustris L., **2n = 18** (Э. Р.). Республика Бурятия, Селенгинский р-н, в 1 км к югу от с. Новоселенгинск, каменистая горная степь с миндалем, 11 IX 2004, № 9677, Н. Пробатова, В. Селедец.

Центральноазиатско-южносибирско-амурский отмельный вид; на РДВ он заходит восточным краем своего ареала — на Верхнем Амуре, где встречается очень редко. В Сибири этот вид еще не был исследован, а число хромосом его (2n = 18) было известно с РДВ (Амурская обл.), а также из Китая (см.: Агапова и др., 1990; Index.., 2003).

Bidens cernua L., **2n = 24** (А. Г.). Иркутская обл., Тулунский р-н, пос. Икей, по берегу ручья, 24 VII 2006, № 326, А. Гнутиков, В. Чепинога.

Голарктический прибрежноводно-болотный вид. На РДВ встречается в бассейне Амура — преимущественно по р. Уссури, и на юго-западе Приморского края. Число хромосом у *B. cernua* определяли близ г. Хабаровска, а в Приморском крае — близ южного побережья Японского моря и из заповедника «Ханкайский»: везде (также судя по литературе) для вида выявили 2n = 24 (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1981, 1984, 1985, 1990, 1991, 1996, 2003; Агапова и др., 1990; Шаталова, 2000, и наши новые данные), а единственное указание 2n = 48 вряд ли относится к этому виду. В Сибири *B. cernua* исследован впервые. Вероятно, диплоид (при x = 12).

B. radiata Thuill., **2n = 48** (А. Г.). Иркутская обл.: 1) Тулунский р-н, пос. Перфилово, р. Манут, по берегу реки, 20 VII 2006, № 293, А. Гнутиков, В. Чепинога; 2) Черемховский р-н, окр. пос. Нижняя Ирeть, берег карьерного озера, у воды, 2 VIII 2006, № 346, А. Гнутиков, В. Чепинога.

Евразиатский прибрежно-водный вид. Почти все авторы приводят для *B. radiata* 2n = 48, на РДВ — с Сахалина (Пробатова, Соколовская, 1990), также из Сибири (Томская обл.) и из Японии (см.: Хромосомные.., 1969; Агапова и др., 1990; Index.., 1991, 2003), однако Н. В. Степанов (1992) сообщает из Красноярского края 2n = 36 (3x?).

Centaurea scabiosa L., **2n = 20** (А. Г.). Иркутская обл., Тайшетский р-н, окр. г. Тайшет, в районе западного переезда (ж.-д. ветка на Абакан), на насыпи, 16 VIII 2004, № 13430 (007), В. Чепинога.

Евросибирский вид. Многочисленные авторы указывают для *C. scabiosa* (в том числе из Сибири) преимущественно 2n = 20, но также 2n = 14, 20 + 0 – 1B, 20 + 0 – 16B, 24, 40 (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1981, 1984, 1985, 1988, 1991, 1994, 1996, 1998, 2000, 2003, 2006; Агапова и др., 1990). На РДВ, где этот и другие виды василька — очень редкие заносные растения, *C. scabiosa* еще не исследован.

Lepidotheca suaveolens (Pursh) Nutt. (*Chamomilla suaveolens* (Pursh) Rydb.), **2n = 18** (А. Г.). Иркутская обл.: 1) Тулунский р-н, окр. пос. Едогон, по берегу пруда р. Едогон, у старого тракта, 22 VII 2006, № 315, А. Гнутиков, В. Чепинога; 2) Заларинский р-н, пос. Хор-Тагна, по мусорным местам, 16 VII 2005, № 236, А. Гнутиков.

Восточноазиатско-североамериканский отмельный и полусорный вид, распространившийся по земному шару почти космополитно. Факультативный галофит. Ранее этот вид был исследован на РДВ: на Нижнем Амуре (Пробатова, Соколовская, 1990), о-ве Монерон близ южной оконечности Сахалина (Пробатова и др., 2007а) и в Сибири на северо-восточном побережье оз. Байкал и г. Новосибирске (Крогулевич, Ростовцева, 1984; Красников, Ломоносова, 1990). Во всех источниках для этого вида приводят (под разными названиями) только диплоидное число хромосом 2n = 18 (см.: Хромосомные.., 1969; Агапова и др., 1990; Index.., 1981, 1984, 1988, 2003).

Saussurea amara (L.) DC., **2n = 26** (Э. Р.). Республика Бурятия, окр. г. Улан-Удэ, фрагмент остепненного луга у аэропорта, 12 IX 1989, № 6957, Н. Пробатова, В. Селедец.

Восточноевропейско-южносибирско-центральноазиатский лугово-степной вид, галофит. На РДВ, где *S. amara* известен как очень редкое заносное растение, был исследован у г. Хабаровска: 2n = 26 (Пробатова и др., 1996). Однако из Сибири, в том числе из Иркутской обл., Восточный Саян, для вида приводятся числа хромосом 2n = 26, 26 + 0 – 2B, 42 (см.: Агапова и др., 1990; Index.., 1994).

Serratula coronata L., **2n = 22** (А. Г.). Иркутская обл., Заларинский р-н, окр. пос. Хор-Тагна, урочище Шерагул, р. Тагна, пойменный луг, 15 VII 2005, № 229, В. Мозер, В. Чепинога.

Восточноевропейско-азиатский (?) опушечно-луговой вид. Взаимоотношения его с близким, преимущественно амуро-корейским, видом (или подвидом?) *S. manshurica* Kitag. остаются неясными. До сих пор не может считаться решенным вопрос о произрастании *S. coronata* s. str. на РДВ. Для *S. coronata* известны числа хромосом 2n = 22 (большинство определений), 24 и 30; два последних, возможно, ошибочны, а указание 2n = 22 с РДВ (Приморский край), вероятно, относится к *S. manshurica* (см.: Хромосомные.., 1969; Агапова и др., 1990; Index.., 1991). Для *S. manshurica* было установлено также 2n = 22, в Приморском крае и Амурской обл. (Пробатова, Соколовская, 1990; Волкова и др., 1999; Пробатова и др., 2005).

BORAGINACEAE

Lithospermum officinale L., **2n = 28** (Э. Р.). Иркутская обл., Усольский р-н, в 1.5 км на северо-восток от устья р. Тойсук, левый берег реки, пойменный луг, 14 VIII 2004, № 10471, А. Прудникова, А. Чудинов.

Евросибирский опушечно-луговой вид. Для него в литературе приводятся числа хромосом 2n = 28 (большинство указаний, в том числе с Алтая), 2n = 28 + 0 – 2B и 56 (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1981, 1984, 1988, 1994, 1996, 2000, 2003; Агапова и др., 1990). На РДВ представлен не этот вид, а *L. erythrorhizon* Siebold et Zucc., также с 2n = 28 (см.: Агапова и др., 1990; Пробатова и др., 2000).

BRASSICACEAE

* *Dimorphostemon pectinatus* (DC.) Golubk., **2n = 14** (Э. Р.). Иркутская обл., Зиминский р-н, в 2 км к востоку от пос. Масляногорск, берег протоки р. Ока, на галечнике, 10 VII 2005 г., № 10470, В. Чепинога.

Преимущественно восточносибирско-амурский прибрежно-отмельный вид. Описан с южного побережья Байкала. На РДВ редок. Число хромосом у вида (и в роде!) исследовано впервые. Такое же диплоидное число 2n = 14 мы выявляли на РДВ у видов близкого рода *Dontostemon* Andrz. ex C. A. Mey. (см.: Агапова и др., 1990).

Rorippa palustris (L.) Bess., **2n = 32** (А. Г.). Иркутская обл., Тулунский р-н, окр. пос. Едогон, пруд р. Едогон, у старого тракта, на мелководье, 22 VII 2006, № 318, А. Гнутиков, В. Чепинога.

Почти космополитный отмельно-болотный вид. Число хромосом 2n = 32 для него приводили многократно в мировой литературе; в Сибири этот вид ранее исследовали из Якутии, на РДВ — с Чукотки и Курильских островов (см.: Index.., 1981, 1985; Агапова и др., 1990; Probatova et al., 2000).

CALLITRICHACEAE

Callitriche palustris L., **2n = 20** (А. Г.). Иркутская обл., Тулунский р-н, пос. Перфилово, р. Манут, по берегу реки, в сыром понижении, 20 VII 2006, № 295, А. Гнутиков, В. Чепинога.

Почти космополитный водно-болотный вид. На РДВ он был исследован в Приморском крае и на Сахалине (2n = 20: Пробатова и др., 2001; Пробатова и др., 2007а). В Сибири этот вид исследовали с Восточного Саяна (хр. Тункинский), и 2n = 20 единодушно приводится для вида под разными названиями в довольно многочисленных источниках (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1981, 1985, 1988, 1991, 1994, 1998; Агапова и др., 1990). Очевидно, тетраплоид (4х, при х = 5), так как в этом роде известен вид с 2n = 10 (см.: Index.., 1998).

CHENOPODIACEAE

Teloxys aristata (L.) Moq. (*Chenopodium aristatum* L.), **2n = 18** (Э. Р.). Читинская обл., Шилкинский р-н, окр. ж.-д. ст. Холбон, пойма реки, 10 IX 1992, № 8094, С. Кудрин.

Преимущественно южносибирско-центральноазиатский отмельный вид; на РДВ он заходит почти исключительно на юге Приморского края. Диплоидное число хромосом 2n = 18 уже было известно для вида из Восточной Сибири и других регионов, а также из Китая (см.: Агапова и др., 1990; Index.., 1991, 1998, 2003), оно же недавно было получено на РДВ — с р. Раздольная (Суйфун) в Приморском крае (Пробатова и др., 2004).

FABACEAE

* *Astragalus sericeocanus* Gontsch., **2n = 16** (Э. Р.). Республика Бурятия, Прибайкальский р-н, в 5 км к югу от с. Турка, на песках берега оз. Байкал, 11 IX 2004, № 9693, В. Чепинога.

Эндем побережья Байкала, псаммофильный вид. Число хромосом исследовано впервые, причем — близ классического местонахождения *A. sericeocanus*. Диплоид (2х).

Oxytropis lanata (Pall.) DC., **2n = 16** (Э. Р.). Республика Бурятия, Прибайкальский р-н, в 5 км к югу от с. Турка, песчаные дюны по берегу оз. Байкал, 11 IX 2004, № 10487, В. Чепинога.

Восточносибирский псаммофильно-степной вид, заходящий в северную Монголию. Описан с р. Селенги и распространен преимущественно в Байкальской Сибири. Для *O. lanata* существовало единственное определение числа хромосом — с о-ва Ольхон: 2n = 16 (Жукова, 1983). Диплоид (2х).

Trifolium lupinaster L., **2n = 32** (А. Г.). Иркутская обл., Зиминский р-н, пос. Батама, лиственнично-сосновый лес, 10 VII 2005, № 14884 (184), В. Мозер, А. Гнутиков.

Восточноевропейско-сибирско-дальневосточный опушечно-луговой вид (заносный в Сев. Америке). Очень полиморфный вид. На РДВ он был нами исследован на Нижнем Амуре на оз. Удыль и в Приморском крае, бассейн р. Рудной (2n = 32: Павлова и др., 1989), это число хромосом позднее было получено с побережья оз. Ханка (наши данные). Однако из Иркутской обл. для *T. lupinaster* ранее было известно 2n = 48, и для вида постоянно приводятся оба этих числа хромосом (два уровня плоидности — 4х и 6х, при х = 8), хотя все же наиболее обычно 2n = 32; сообщаются также 2n = 16, 32 + 3B, 40 (см.: Хромосомные.., 1969; Агапова и др., 1990; Index.., 1991, 1994, 1998). Диплоидное число хромосом вряд ли относится к этому виду. В прибрежноморских районах на юге РДВ *T. lupinaster* замещается близким видом *T. pacificum* Bobr., также с 2n = 32 (Агапова и др., 1990 и наши новые данные).

Vicia baicalensis (Turcz.) B. Fedtsch., **2n = 12** (А. Г.). Иркутская обл., Зиминский р-н, пос. Батама, лиственнично-сосновый лес, 10 VII 2005, № 14780, 14781 (186), А. Гнутиков.

Восточносибирский лесной вид, который на РДВ отсутствует, а представлен здесь близкий — амуро-корейский вид *V. ramuliflora* (Maxim.) Ohwi (*V. baicalensis* auct. fl. Or. Extr.); однако во многих литературных источниках по хромосомам эти виды смешиваются под названием «*V. baicalensis*». Для обоих видов известно только диплоидное число хромосом 2n = 12, при этом *V. baicalensis* был исследован и в Байкальской Сибири (см.: Хромосомные.., 1969; Агапова и др., 1990; Index.., 1981, 1988, 1991).

V. unijuga A. Br., **2n = 12** (А. Г.). Иркутская обл.: 1) Тулунский р-н, в 6 км к юго-западу от пос. Икей, левый берег р. Икей, в сосновом лесу по крутому береговому склону, 23 VII 2006, № 321, А. Гнутиков, В. Чепинога; 2) Тулунский р-н, окр. пос. Перфилово, р. Манут, сосново-березовый лес, 21 VII 2006, № 307, А. Гнутиков, В. Чепинога. — **2n = 14** (А. Г.). Иркутская обл., Зиминский р-н, в 2 км к югу от пос. Осиповский, опушка соснового леса по берегу старицы р. Оки, 8 VII 2005, № 167, В. Чепинога, А. Гнутиков.

Южносибирско-дальневосточный опушечно-лесной вид, очень полиморфный. Полиморфизм *V. unijuga* также находит отражение в существовании внутри вида 2—3 кариологических рас: с 2n = 12 (преобладает), 2n = 24 (нередко) и однажды (в старой литературе из Японии) было приведено 2n = 36. На Верхнем Амуре мы выявляли 2n = 12 и 2n = 24; обе расы выявлялись нами и в Приморском крае; диплоидную расу (с 2n = 12, а также 2n = 12, 14) приводили из Китая; чаще тетраплоидную, с 2n = 24, приводили из Китая, Кореи и Японии. Из Сибири (в том числе с Алтая) сообщали только 2n = 12 (все ссылки см.: Хромосомные.., 1969; Агапова и др., 1990; Index.., 1990, 1991, 1994, 1996, 1998, 2003; Пробатова и др., 2005 и наши новые данные). Создается впечатление, что в дальневосточной части ареала *V. unijuga* имеют место формообразовательные процессы на основе полиплоидизации. Можно предположить, что сибирская часть ареала вида является более древней. Распределение уровней плоидности в ареале *V. unijuga* s. str. и взаимоотношения с близкими восточноазиатскими таксонами (например, *V. ohwiana* Hokokama) нуждаются в специальном изучении. Необходимы подтверждения существования 2n = 14 у *V. unijuga*. Следует обратить внимание на специальную работу, посвященную *V. unijuga* aggr. из Кореи (Lee, 1972 — цит. по: Chromosome Index.., 2004).

HALORAGACEAE

Myriophyllum sibiricum Kom., **2n = 28*** (А. Г.). Иркутская обл., Черемховский р-н, окр. пос. Нижняя Ireть, берег карьерного озера, в воде, 2 VIII 2006, № 345, А. Гнутиков, В. Чепинога.

Почти голарктический водный вид. Описан с Камчатки и представлен во всех регионах РДВ, часто встречается и в Сибири. Мы нашли в литературе сведения о числе хромосом только у *M. exalbescens* Fern., который считается его синонимом: однако под таким названием приводятся числа 2n = 42 и иногда 2n = 14 (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1981, 1985). Вид впервые исследован в Сибири и еще не исследован на РДВ.

HYDROCHARITACEAE

Hydrilla verticillata (L. fil.) Royle, **2n = 16** (А. Г.). Иркутская обл., Тайшетский р-н, окр. пос. Юрты, пруд на р. Черемховая, в воде, 28 VII 2006, № 330, А. Гнутиков, В. Чепинога.

Евразиатско-африканский водный вид, заносный в Северной Америке. На РДВ он встречается преимущественно в бассейне Амура, а также на крайнем юге Приморья; в Сибири *H. verticillata* встречается нечасто (преимущественно в Западной Сибири). Число хромосом у *H. verticillata* на РДВ было исследовано в Амурской обл. и в Приморском крае: 2n = 16 (см.: Агапова и др., 1990; Пробатова и др., 2006а). В обширной литературе для этого вида приводятся числа хромосом 2n = 16, 24, 32 (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1968, 1981, 1984, 1988, 1990, 1991, 1996, 1998, 2003), но наиболее часто — 2n = 16. Популяции с триплоидным числом хромосом 2n = 24 (это число приводится и из Японии, см.: Index.., 2006) относят к *H. lithuanica* (Andrz. ex Bess.) Dandy (если этот стерильный вид признается). В Сибири *H. verticillata* ранее не был исследован.

IRIDACEAE

Iris humilis Georgi, **2n = 24** (Э. Р.). Республика Бурятия, Селенгинский р-н, в 1 км южнее с. Ново-Селенгинск, каменистая горная степь с миндалем, 11 IX 2004, № 9416, Н. Пробатова, В. Селедец.

Южносибирско-амурский лугово-степной вид, заходящий в Китай, а на юге РДВ — в Приамурье и юго-западное Приморье. Для него сообщаются противоречивые данные (иногда под синонимичным названием «*Iris mandshurica* Maxim.»): 2n = 22, 24, 27, 28, 72 (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1998, 2000). Нами число хромосом у *I. humilis* (2n = 24) было определено в бассейне оз. Ханка (Пробатова и др., 2007б) и на р. Раздольная (Суйфун), памятник природы сопка Сенькина Шапка, но оттуда же В. Н. Стародубцев и Л. Н. Миронова (1990) определили у вида 2n = 28; из Сибири сообщали 2n = 22, 27 (см.: Агапова и др., 1990). Необходимы дальнейшие исследования вида.

LAMIACEAE

Glechoma hederaceae L., **2n = 18** (А. Г.). Иркутская обл., Тулунский р-н, в 3 км к северу от г. Тулуна, пос. Писарево, на улице у забора, 20 VII 2006, № 296, А. Гнутиков, А. Фролов.

Евросибирский лугово-отмельный и сорно-рудеральный вид, заносный на РДВ, где встречается редко, а замещается здесь близким восточноазиатским видом *G. longituba* (Nakai) Kuprian. Все исследованные нами на РДВ образцы относятся к этому последнему виду, с 2n = 36. *G. hederacea* интенсивно изучали в разных частях его ареала, где в основном выявляли 2n = 36, однако время от времени также приводили 2n = 18 (например, в Западной Сибири) и редко — 2n = 24 (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1981, 1984, 1985, 1988, 1991, 1996, 1998, 2000, 2003; Májovský et al., 1987; Агапова и др., 1990). Мы не исключаем, что к *G. hederacea* s. str. следует относить только 2n = 18 или что диплоидная раса ныне занимает небольшую часть общего ареала вида. Необходимы дальнейшие исследования.

Lycopus europaeus L. **2n = 22** (А. Г.). Иркутская обл., Черемховский р-н, окр. пос. Голуметь, по берегу старицы р. Голуметь, 1 VIII 2006, № 340, А. Гнутиков, В. Чепинога.

Евросибирский прибрежноводно-болотный вид. На РДВ он отсутствует, хотя в этом регионе род представлен весьма разнообразно. Многочисленные литературные указания также дают для *L. europaeus* число хромосом 2n = 22, лишь однажды — 2n = 24 (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1984, 1985, 1988, 1990, 1994, 1996, 1998, 2000, 2003; Májovský et al., 1987; Агапова и др., 1990). В Сибири *L. europaeus* исследован впервые.

Phlomoides tuberosa (L.) Moench, **2n = 14** (А. Г.). Иркутская обл., Зиминский р-н, в 3 км к юго-западу от пос. Осиповский, лиственнично-сосновый лес, 8 VII 2005, № 166, А. Гнутиков.

Европейско-средиземноморско-южносибирский вид. На РДВ встречается как редкое заносное растение, и число хромосом у него еще не исследовано в этом регионе. В литературе для вида приводятся (под названием «*Phlomis tuberosa*») разнообразные числа хромосом, в том числе из Западной Сибири: 2n = 14, 21, 22, 24, из них наиболее часто — 2n = 22 (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1981, 1994, 2000; Агапова и др., 1990). Указание 2n = 11 (Index.., 1984) — ошибка вследствие искажения данных первоисточника. Полученное нами в Прибайкалье (где этот вид исследован впервые) число хромосом 2n = 14 — редкое для вида и нуждается в новых подтверждениях.

LEMNACEAE

Lemna turionifera Landolt, **2n = 40** (А. Г.). Иркутская обл., Тулунский р-н, окр. пос. Едогон, в луже у дороги, 22 VII 2006, № 136, А. Гнутиков, В. Чепинога.

Голарктический (?), преимущественно континентальный, водный вид, довольно редкий на РДВ, но обычный в Байкальской Сибири. Мы нашли в литературе немногочисленные указания чисел хромосом для *L. turionifera*: 2n = 40, 42, 50, 80 (Index.., 1994, 1998). *L. turionifera* исследован впервые для РФ, и нами получено наименьшее известное для него число хромосом.

NYMPHAEACEAE

Nuphar lutea (L.) Smith, **2n = 34** (А. Г.). Иркутская обл.: 1) Усть-Ордынский бурятский автономный округ, окр. пос. Ныгда, р. Голуметь, в воде, 1 VIII 2006, № 334, А. Гнутиков, В. Чепинога; 2) Зиминский р-н, пос. Осиповский, проточная старица р. Оки в пределах поселка, 9 VII 2005, № 14749 (179), А. Гнутиков, В. Чепинога.

Европейско-западноазиатский водный вид, с восточной границей ареала в Байкальской рифтовой зоне. На РДВ обитает другой вид — *N. pumila* (Timm.) DC., с менее крупными цветками (2n = 34 — Пробатова и др., 2007б), а также здесь, на северном пределе распространения (на р. Кия — приток р. Уссури, бассейн Амура), встречается редчайший вид флоры РФ *N. japonica* DC. (2n = 34 — Пробатова и др., 2006а). Для *N. lutea* в литературе имеется ряд определений хромосом, в т. ч. из Прибайкалья, 2n = 34 (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1968, 1981, 1990, 2000, 2003; Агапова и др., 1993).

PLANTAGINACEAE

Plantago media L., **2n = 12** (А. Г.). Иркутская обл., Тулунский р-н, окр. пос. Едогон, пруд р. Едогон у старого тракта, по берегу, 22 VII 2006, № 312, А. Гнутиков, В. Чепинога.

Евразиатский (?) отмельный и полусорный вид, заносный в Северной Америке и в ряде внетропических и субтропических стран. На РДВ (где этот вид еще не исследован) наблюдается вторичное расширение его ареала, и в некоторых субрегионах РДВ он является заносным. *P. media* хорошо изучен в кариологическом отношении, причем в пределах вида постоянно выявляются 2 числа хромосом (2 уровня плоидности) — 2n = 12 и 24 (2x, 4x), но большинство определений относятся к 2n = 24; В Прибайкалье же было известно 2n = 12 (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1968, 1981, 1984, 1985, 1988, 1994, 1996, 1998, 2000, 2003; Májovský et al., 1987; Агапова и др., 1993). По-видимому, тетраплоидная раса вида более активно распространяется. Представляет интерес изучение распределения хромосомных рас *P. media* в ареале вида.

POACEAE

* *Bromopsis korotkiji* (Drob.) Holub (*Bromus ircutensis* Kom.), **2n = 56** (Э. Р.). Республика Бурятия, восточное побережье оз. Байкал, дюны, 12 IX 2004, № 9382, В. Чепинога.

Эндемичный псаммофильный вид Прибайкалья, заходящий также на Верхний Амур (в пределах Читинской обл.). Число хромосом у вида исследовано впервые. Октоплоид (8x). Это же число хромосом (2n = 56) характерно и для близкого к *B. korotkiji* (и также эндемичного) вида *B. ornans* (Kom.) Holub, исследованного нами на Камчатке (см.: Агапова и др., 1993).

Calamagrostis obtusata Trin., **2n = 28** (Э. Р.). Республика Бурятия, Прибайкальский р-н, окр. с. Турка. крутой северо-западный склон, смешанный лес с баданом, 11 IX 2004, № 9697, В. Чепинога.

Восточноевропейско-сибирский (заходящий в Монголию) лесной вид, с единственным местонахождением на РДВ — в Приморском крае (бухта Терней), до сих пор не подтвержденным. Для него существовало единственное — наше определение числа хромосом (2n = 28) из Новосибирской обл. (Пробатова и др., 1991). В Восточной Сибири вид исследован впервые.

* *Deschampsia altaica* (Schischk.) Nikiforova, **2n = 26** (Э. Р.). Республика Бурятия, Восточный Саян, Китойские Альпы, левобережье р. Горлык-Гол, верховье ключа Хуша-Гол, под перевалом к оз. Ильчир, выс. 2350 м над ур. м., заболоченный луг в пойме ключа Хуша-Гол, 12 VIII 2002, № 9623, П. Шумкин.

Южносибирский (?) высокогорный (горнотундровый и отмельно-горнолуговой) вид. Описан с Алтая. На Восточном Саяне вид находится близ восточной границы своего ареала. Исследован в кариологическом отношении впервые. Полученное число хромосом 2n = 26 — наиболее обычное в сложном роде *Deschampsia* P. Beauv. Диплоид (2x).

D. koelerioides Regel, 2n = 26 (Э. Р.). Республика Бурятия, Восточный Саян, Китойские Альпы, левобережье р. Горлык-Гол, верховье ключа Хуша-Гол, под перевалом к оз. Ильчир, пойменный луг, выс. 2350 м над ур. м., 12 VIII 2002, № 9624, П. Шумкин.

Южносибирско-центральноазиатский высокогорный (отмельно-горнолуговой) вид. Описан с Тянь-Шаня. Для него существовали немногочисленные определения хромосом (2n = 26) с Алтая и Памира, а также с гор северного Прииссыккулья (см.: Агапова и др., 1993; А. П. Соколовская, по материалам Н. С. Пробатовой). В Байкальской Сибири исследован впервые. На Восточном Саяне этот вид находится у восточной границы своего ареала.

* *D. turczaninowii* Litv., **2n = 26** (Э. Р.). Республика Бурятия, восточное побережье оз. Байкал, 215-й км Бургузинского тракта, песчано-каменистый пляж, VIII 2004, № 9400, О. Аненхонов; Иркутская обл., Ольхонский р-н, оз. Байкал, о-в Ольхон, пос. Узуры, береговой вал, 30 VIII 2004, № 9401, В. Чепинога.

Эндем Прибайкалья, прибрежноводно-отмельный вид. Описан с побережья оз. Байкал (п-ов Святой Нос). Число хромосом у вида исследовано впервые.

Festuca sibirica Hack. ex Boiss. (*Leucopoa albida* (Turcz. ex Trin.) Krecz. et Bobr.), **2n = 28** (Э. Р.). Иркутская обл., Усть-Ордынский бурятский автономный округ, Эрихит-Булагатский р-н, в 6 км к северо-западу от пос. Бозой, распадок р. Сухая Куяда (правый приток р. Куда), степной южный склон, 18 VI 2005, № 10523, В. Чепинога, А. Верхозина, С. Росбах.

Преимущественно южносибирский (заходит в Монголию и северо-восточный Китай) скально-осыпной двудомный вид. Иногда встречается на песках. Описан с Байкала. До сих пор нет подтверждений, что *F. sibirica* встречается и на РДВ (он указывается, на основании очень старых сборов, для Камчатки и Охотского побережья, что нам представляется маловероятным). Почти не исследованный вид: для него существовало единственное указание числа хромосом (2n = 28, для «*Leucopoa sibirica*»), относящееся к концу 1920-х годов, без происхождения исследованного материала (см.: Хромосомные.., 1969). Вид принадлежит к обособленному подроду *Leucopoa*, виды которого представлены преимущественно в горных системах Азии. Тетраплоидное число хромосом 2n = 28 — наиболее обычное для группы *Leucopoa*. Недавно нами было впервые опубликовано число хромосом (2n = 28) и для другого вида этого родства — *F. blepharogyna* (Ohwi) Ohwi, с гор Сихотэ-Алиня (Пробатова и др., 2007б), который относится к числу редчайших видов флоры РФ.

Glyceria triflora (Korsh.) Kom., **2n = 20** (А. Г.). Иркутская обл., Тулунский р-н, пос. Перфилово, р. Манут, по берегу старичного озера, 20 VII 2006, № 289, А. Гнутиков, В. Чепинога.

Восточноевропейско-южносибирско-дальневосточный прибрежноводно-болотный вид, очень полиморфный. Наиболее обычный вид манника в Байкальской Сибири и на РДВ. Примечательно, что он отсутствует на Курилах, и только реликтовые популяции известны на Камчатке (в долине р. Камчатка), хотя на Сахалине это обычное растение. *G. triflora* был многократно нами исследован также в Приморском крае, в Приамурье, на Сахалине и на Камчатке; это число хромосом известно и из Сибири — Якутия, Тува (см.: Агапова и др., 1993 и наши новые определения). Интересно, что этот вид исследовали исключительно отечественные авторы и притом немногочисленные. В Байкальском регионе *G. triflora* исследован впервые. Диплоидное число хромосом 2n = 20 у вида константно.

Poa ircutica Roshev., **2n = 28** (Э. Р.). Иркутская обл., голец горы Хамар-Дабан, правобережье р. Снежная, влажный осыпающийся склон, 2004 г., № 9403, С. Калюжный.

Эндем Восточного Саяна (Тункинский хребет), опушечно-лесной и горнолуговой вид. Малоисследованный (во всех отношениях) вид неясного систематического положения и родства. Его причисляли к секции *Homalopa* (Пробатова, 1973) или к секции *Nivicolae* (Цвелёв, 1976). Однако в настоящее время мы склоняемся к тому, что это самостоятельная линия эволюции рода *Poa* L., и не исключаем гибридной природы вида, так как у *P. ircutica* прослеживаются черты не только секции *Homalopoa* (*P. remota* Forsell.), но и подсекции *Malacanthae*, секция *Poa* (*P. smirnovii* Roshev.?). Для *P. ircutica* уже было известно 2n = 28 и, кроме того, 2n = 42 (см.: Крогулевич, Ростовцева, 1984), что, как будто, подтверждает нашу гипотезу (Пробатова, 1973) о гибридном происхождении вида, поскольку для видов подсекции *Malacanthae* характерны нестабильные числа хромосом и в особенности гексаплоидное число 2n = 42 (которое у *P. ircutica* все же нуждается в подтверждениях).

* *Puccinellia interior* Sörensen, **2n = 28** (А. Г.). Иркутская обл., Тулунский р-н, пос. Перфилово, р. Манут, по берегу старичного озера, 20 VII 2006, № 283, А. Гнутиков, В. Чепинога.

Восточносибирско-североамериканский прибрежно-отмельный и полусорный вид, галофит. Исследован в кариологическом отношении впервые. Вид из родства *P. hauptiana* Krecz., для которого также характерно это тетраплоидное число хромосом 2n = 28.

POLYGONACEAE

Persicaria hydropiper (L.) Spach, **2n = 18** (А. Г.). Иркутская обл., Зиминский р-н, пос. Басалаевка, в луже у дороги, 31 VII 2006, № 332, А. Гнутиков, В. Чепинога.

Евразиатский (как заносный — и в Сев. Америке) прибрежноводно-болотный вид. Широко представлен в Байкальской Сибири и в южной части РДВ. На РДВ он был нами исследован в Приморском крае, бассейн р. Раздольная (Суйфун), и на о-ве Русский близ Владивостока — 2n = 20, и именно это число хромосом чаще других приводят в литературе для *P. hydropiper* (= *Polygonum hydropiper*); однако иногда сообщаются также числа 2n = 18, 22, 24, причем 2n = 18 указывали из Красноярского края (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1981, 1984, 1985, 1988, 1994, 1996, 1998, 2003, 2006; Агапова и др., 1993; Пробатова и др., 2000 и наши новые данные). Необходимы новые подтверждения 2n = 18 для *P. hydropiper*.

POTAMOGETONACEAE

Potamogeton compressus L., **2n = 26** (А. Г.). Иркутская обл., Тайшетский р-н, окр. пос. Юрты, пруд р. Черемховая, в воде, 28 VII 2006, № 329, А. Гнутиков, В. Чепинога.

Евразиатский водный вид. На РДВ он встречается реже, чем в Сибири, и главным образом по Амуру; редким становится уже к востоку от оз. Байкал. Мы нашли в литературе всего 3 указания на число хромосом у *P. compressus*: 2n = 26 (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1984; Májovský et al., 1987). В РФ вид исследован впервые.

P. gramineus L., **2n = 52** (А. Г.). Иркутская обл., Черемховский р-н, окр. пос. Нижняя Иреть, берег карьерного озера, в воде, 2 VIII 2006, № 344, А. Гнутиков, В. Чепинога.

Голарктический водный вид. На отмелях образует карликовую наземную форму. Широко распространен почти по всей Сибири и РДВ. С Камчатки для *P. gra-*

mineus известно 2n = 52 (Гурзенков, 1995). В литературе для вида имеются немногочисленные данные: 2n = 52 (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1984). В Сибири этот вид исследован впервые.

P. lucens L., **2n = 52** (А. Г.). Иркутская обл., Усть-Ордынский бурятский округ, окр. пос. Ныгда, р. Голуметь, в воде, 1 VIII 2006, № 335, А. Гнутиков, В. Чепинога.

Европейско-средиземноморско-южносибирский водный вид. В Байкальской Сибири он встречается не часто, а на РДВ известен по единственному местонахождению — в бассейне Амура (на р. Селемджа). Малоизученный вид; в немногочисленных источниках для него приводится число хромосом 2n = 52 (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1981; Májovský et al., 1987). В РФ число хромосом у *P. lucens* исследовано впервые.

P. tenuifolius Rafin., **2n = 52** (А. Г.). Иркутская обл., Зиминский р-н, в 3 км к западу от пос. Осиповский, в старице р. Оки на глубине 60 см, 9 VII 2005, № 14739, 14740 (176), А. Гнутиков, В. Мозер.

Восточносибирско-североамериканский водный вид, слабо отграниченный от *P. alpinus* Balb.; широко распространен и в Сибири, и на РДВ (где выходит к морским побережьям). Для него на РДВ — в Приморском крае (близ устья р. Рудной) было получено 2n = 52, и это же число хромосом указывали для вида в литературе, иногда под названием «*P. alpinus* ssp. *tenuifolius*» (см.: Index.., 1981, 1984, 1991; Агапова и др., 1993).

PRIMULACEAE

Lysimachia davurica Ledeb., **2n = 42** (А. Г.). Иркутская обл., Зиминский р-н, пос. Щильбей, березняк по берегу старицы р. Зима, 12 VII 2005, № 200, А. Гнутиков.

Преимущественно амуро-японский опушечно-луговой вид. На РДВ это наиболее обычный вид вербейника, неоднократно здесь исследованный, но в Сибири, куда этот вид едва заходит на западном пределе своего распространения (в Прибайкалье), *L. davurica* исследован впервые. В ареале *L. davurica* на РДВ наблюдаются 2 числа хромосом (2 уровня плоидности) — 2n = 28 и 42 (4x и 6x), однако эти кариологические расы не показывают четкой географической приуроченности: оба числа выявляются у вида в Приморском крае, 2n = 28 — также в Хабаровском крае (по Амуру), а 2n = 42 известно из Амурской обл. (Агапова и др., 1993; Пробатова и др., 1998; Пробатова и др., 2005; Пробатова и др., 2006a, а также наши новые данные), но из Японии и Кореи известно только 2n = 42 (Index.., 1984, 1991, 1994), в том числе как «*L. vulgaris* var. *davurica*». Следует продолжить дальнейшее изучение распределения хромосомных рас в ареале *L. davurica*.

L. vulgaris L., **2n = 42** (А. Г.). Иркутская обл., Тулунский р-н, пос. Перфилово, р. Манут, берег старичного озера, 20 VII 2006, № 287, А. Гнутиков, В. Чепинога.

Евросибирско-центральноазиатский луговой вид, очень близкий к *L. davurica*. На РДВ он не встречается (он замещает последний к западу от Байкала). В Иркутской обл. часто встречаются переходные формы между этими видами. Характеризуется двумя типами цветков (также клейстогамными) и очень значительным полиморфизмом, в том числе и в кариологическом отношении. Многочисленные источники приводят для *L. vulgaris* 2n = 28, 42, 56, 70, 83, 84, 84 + 0 – 4B, 85, 86, 88 (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1981, 1988, 1994, 1996, 2003, 2006; Májovský et al., 1987; Агапова и др., 1993). Судя по кариотаксономической ситуации в этой группе, дальневосточная часть ее общего ареала представляется более древней, а вся группа, возможно, гибридогенная, где процессы гибридизации продолжаются и поныне. Воспроизведению способствуют клейстогамия у *L. vulgaris* и очень длинные ползучие корневища у *L. davurica*, которые, по нашим наблюдениям, могут выходить на поверхность почвы и выполнять роль «столонов».

RANUNCULACEAE

Halerpestes salsuginosa (Pall. ex Georgi) Greene, **2n = 48** (Э. Р.). Республика Бурятия, Селенгинский р-н, между г. Гусиноозерск и с. Тахой, оз. Сульфатное, засоленный берег озера, 11 IX 2004, № 9409, Н. Пробатова, В. Селедец. **2n = 48** (А. Г.). Республика Бурятия, Мухор-Шибирский р-н, левый берег р. Хилок, напротив пос. Подлопатки, по сырому берегу старицы, 13 VI 2006, № 272, И. Енущенко, И. Саловаров; Иркутская обл., Усть-Ордынский бурятский автономный округ, Эрихит-Булагатский р-н, окрестности пос. Гушит, берег оз. Ордынское, 17 VI 2005, № 13950 (145), А. Гнутиков, В. Чепинога.

Южносибирско-центральноазиатский вид засоленных местообитаний; едва заходит на РДВ восточным краем своего ареала (на Верхнем Амуре). Однако на РДВ за него нередко принимался *H. sarmentosa*, достаточно распространенный в этом регионе. Все указания числа хромосом с РДВ (2n = 16) и такого же числа из Сибири для «*Halerpestes salsuginosa*» или «*Ranunculus salsuginosus*» (см.: Агапова и др., 1993) относятся в действительности к *H. sarmentosa*, а *H. salsuginosa* на РДВ еще не исследован. Из Сибири (Алтай, Красноярский край, Тува, Восточный Саян) для «*H. salsuginosa*» приводятся числа 2n = 16 и 48, однако диплоидное число хромосом 2n = 16 относится не к этому, а к *H. sarmentosa*, и единственно правильным для вида является гексаплоидное число хромосом 2n = 48 (см. Хромосомные.., 1969 — как «*H. ruthenica*»; Index.., 1985, 1988, 1996). Из Северо-Восточного Китая для *H. ruthenica* (Jacq.) Ovcz. (= *H. salsuginosa*) было указано 2n = 14 (см.: Index.., 2000), но это указание, видимо, относится к какому-то виду из рода *Ranunculus*, и 2n = 46 для «*Ranunculus sarmentosus*» из Аргентины (см.: Index.., 1998) также требует уточнений.

H. sarmentosa (Adams) Kom., **2n = 16** (А. Г.). Иркутская обл.: 1) Черемховский р-н, пос. Голуметь, сырая обочина дороги, 1 VIII 2006, № 342, А. Гнутиков, В. Чепинога; 2) Усть-Ордынский бурятский автономный округ, Эхирит-Булагатский р-н, окр. пос. Усть-Орда, по берегу пруда, 16 VI 2005, № 13728 (135), А. Гнутиков, В. Чепинога.

Южносибирско-центрально-восточноазиатский отмельный вид, галофит. Широко распространен в умеренных широтах Северной Азии. На РДВ выходит на морские побережья. К этому виду относятся довольно многочисленные определения 2n = 16 для «*H. salsuginosa*» или «*Oxygraphis salsuginosa*» и прежде всего — определения с РДВ (см.: Хромосомные.., 1969; Агапова и др., 1993). Единственно правильным для *Halerpestes sarmentosa* является диплоидное число хромосом 2n = 16. Мы предполагали, что может быть выявлен и тетраплоидный (с 2n = 32) таксон, который до сих пор не был известен. В последнее время это предположение, видимо, оправдалось, так как из Китая сообщили 2n = 32 для «*Halerpestes sarmentosa*» (Yang Q.-e., 2001 — цит. по: Index.., 2006). Несомненно, что речь здесь должна идти об особом, тетраплоидном таксоне.

Ranunculus repens L., **2n = 32** (А. Г.). Иркутская обл.: 1) Тулунский р-н, пос. Икей, в луже у дороги, 24 VII 2006, № 325, А. Гнутиков, В. Чепинога; 2) Зиминский р-н, пос. Зулумай, по берегу р. Зима, 13 VII 2005, № 15109 (213), А. Гнутиков; 3) Усть-Ордынский бурятский автономный округ, Эхирит-Булагатский р-н, в 6 км к северо-западу от пос. Бозой, р. Сухая Куяда (правый приток р. Куда), по берегу реки, 18 VI 2005, №№ 14197, 14198 (151), В. Чепинога, А. Гнутиков.

Голарктический отмельно-луговой вид, очень полиморфный. *R. repens* был неоднократно исследован в Сибири, в том числе в Прибайкалье (см.: Крогулевич, Ростовцева, 1984), а на РДВ — в Приморском крае, на Амуре, на п-ове Камчатка, на Сахалине и Курильских островах, о-в Кунашир (2n = 32 — Соколовская и др., 1989; Малаха, 1990; Агапова и др., 1993; Рудыка, 1995; Пробатова и др., 2007а). Многочисленные авторы приводят для вида 2n = 32 (в том числе из Японии), однако изредка сообщаются также числа хромосом 2n = 16, 24, 28, 48 (см.: Хромосомные.., 1969; Агапова и др., 1993; Index.., 1981, 1984, 1985, 1988, 1990, 1991, 1998, 2000, 2006). Примечательно, что на Камчатке для «*R. repens* var. *tenuis* Pohle et Tolm.» было определено 2n = 24 (Малаха, 1990).

Ranunculus reptans L., **2n = 32** (А. Г.). Иркутская обл., Зиминский р-н, пос. Осиповский, по берегу проточной старицы р. Ока, сырой галечник, 9 VII 2005, № 14741 (177), А. Гнутиков, В. Мозер.

Голарктический отмельный вид, распространенный по всему РДВ, где он был исследован на Нижнем Амуре (2n = 32 — Соколовская и др., 1989). Это число хромосом 2n = 32 было известно также из Сибири, из Северо-Восточного Китая и других частей обширного ареала этого вида, по очень многочисленным литературным источникам, и лишь однажды было приведено также 2n = 48 (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1981, 1984, 1985, 1988, 1990, 1994, 1998, 2000, 2003, 2006; Агапова и др., 1993).

Ranunculus sceleratus L., **2n = 64** (А. Г.). Республика Бурятия, Мухор-Шибирский р-н, левый берег р. Хилок, напротив пос. Подлопатки, заболоченный берег старицы, 13 VI 2006, № 268, И. Енущенко, И. Саловаров; Иркутская обл.: 1) Тулунский р-н, пос. Перфилово, р. Манут, по берегу старичного озера, 20 VII 2006, № 290, А. Гнутиков, В. Чепинога; 2) Тулунский р-н, окр. пос. Едогон, р. Едогон, у старого тракта, на мелководье пруда, 22 VII 2006, № 317, А. Гнутиков, В. Чепинога; 3) Усть-Ордынский бурятский автономный округ, Эхирит-Булагатский р-н, пос. Капсал, временный водоем на берегу р. Куда, по мелководью, 16 VI 2005, № 13952 (134), А. Гнутиков, В. Чепинога, О. Сухарькова.

Голарктический (?) отмельный вид, полиморфный, также и в кариологическом отношении. В литературе для *R. sceleratus* приводятся 2n = 16, 32 и 64, что соответствует 3 уровням плоидности: 2x, 4x, 8x (при x = 8), причем преимущественно сообщается 2n = 32 (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1981, 1984, 1985, 1990, 1994, 1998, 2006). Из Якутии, с Алтая, а также из Прибайкалья приводили 2n = 64, из Западной Сибири (Приобье) — 2n = 32 и 64, из Красноярского края — 2n = 16 (см.: Агапова и др., 1993), а из Японии и Китая — 2n = 32. Однако на РДВ, где мы также исследовали *R. sceleratus*, который считается здесь заносным (в Приморском крае и на Сахалине), во всех случаях было выявлено только 2n = 56 (см.: Агапова и др., 1993; Пробатова и др., 2000, 2001, 2004), но недавно нами было обнаружено (впервые на РДВ!) и обычное для *R. sceleratus* число хромосом 2n = 32 (Пробатова и др., 2007б). Дальневосточные популяции с **2n = 56**, скорее всего, представляют особый вид, но на РДВ также, вероятно, существует и заносный *R. sceleratus* (с 2n = 32). Необходимы дальнейшие исследования.

Thacla natans (Pall. ex Georgi) Deyl et Soják (= *Caltha natans* Pall. ex Georgi), **2n = 32** (А. Г.). Иркутская обл.: 1) Тулунский р-н, окр. пос. Едогон, р. Едогон, у старого тракта, по берегу пруда, 22 VII 2006, № 314, А. Гнутиков, В. Чепинога; 2) Зиминский р-н, пос. Осиповский, по берегу старицы р. Оки, 9 VII 2005, № 181, А. Гнутиков.

Преимущественно восточносибирско-североамериканский прибрежноводно-болотный вид, заходящий и в Монголию. Представитель монотипного рода *Thacla* Shach. Ранее вид был исследован как в Сибири (в том числе в Иркутской обл.), так и на РДВ (верховья р. Анадырь; Верхний и Нижний Амур; бассейн р. Раздольной в Приморском крае), и везде было установлено число хромосом 2n = 32 (см.: Крогулевич, Ростовцева, 1984; Агапова и др., 1993; Index.., 1994, а также наши новые данные). Однако имеются указания и диплоидного числа хромосом 2n = 16 из Монголии и Канады (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1985). Есть основания полагать, что диплоидная раса может относиться к особому таксону. Необходимы дальнейшие исследования вида.

ROSACEAE

Comarum palustre L., **2n = 28** (А. Г.). Иркутская обл., Тулунский р-н, южные окр. пос. Перфилово, р. Шарагол (левый приток р. Манут), подпруженное дорогой озеро, по берегу, 21 VII 2006, № 302, А. Гнутиков, В. Чепинога.

Голарктический болотный вид. На РДВ *C. palustre* был исследован на Чукотке — 2n = 36, 42, 60 (см.: Агапова и др., 1993), на Сахалине — 2n = 42 (Пробатова и др., 2007а), в Амурской обл. и в Приморском крае — 2n = 28 (Пробатова и др., 2005; Пробатова и др., 2006б). В литературе для *C. palustre* (довольно хорошо изученного в кариологическом отношении) приводится целая серия чисел хромосом: 2n = 28, 36, 42, 60, 62, 62—64; однако подавляющее большинство данных приходится на 2n = 42, в том числе из Сибири (Якутия, Прибайкалье), но из Приобья однажды сообщили 2n = 28 (см.: Хромосомные.., 1969; Index., 1968, 1981, 1984, 1985, 1988, 1990, 1994, 1996; Крогулевич, Ростовцева, 1984; Májovský et al., 1987; Агапова и др., 1993). Получается, что наименьшее для вида число хромосом 2n = 28 является редким для него, а наиболее часто у *C. palustre* встречается гексаплоидное число 2n = 42, которое, возможно, гибридного происхождения. Полиморфный вид. Вполне вероятно, что эти числа хромосом могут относиться и к разным таксонам. Необходимы специальные исследования.

+ *Potentilla norvegica* L., 2n = 56 (А. Г.). Иркутская обл., Тулунский р-н, в 3 км к северу от г. Тулуна, пос. Писарево, на улице у забора, 20 VII 2006, № 297, А. Гнутиков, А. Фролов.

Почти космополитный (?) отмельный и полусорный вид, очень полиморфный. На РДВ он считается заносным. Число хромосом у вида было определено на РДВ в бассейне Амура, на Сахалине и в Приморском крае: 2n = 56 (см.: Агапова и др., 1993; Пробатова и др., 2007а и наши новые данные), а в Сибири — на Байкале, в Якутии (2n = 56, с. 63) и близ Новосибирска — 2n = с. 70 (см.: Агапова и др., 1993). В целом у *P. norvegica* известны разнообразные числа хромосом: 2n = 42, 56, с. 63, с. 70 и 70, отражающие различные уровни плоидности (6x, 8x, 10x), однако диплоидная и даже тетраплоидная расы у этого вида не известны, что может свидетельствовать в пользу его гибридного происхождения. Наиболее часто для *P. norvegica* приводятся 2n = 56 и 70, остальные числа редки (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1984, 1985, 1990, 1991, 1994, 2006; Агапова и др., 1993).

RUBIACEAE

Rubia cordifolia L., **2n = 22** (Э. Р.). Республика Бурятия, Селенгинский р-н, в 1 км к югу от с. Новоселенгинск, каменистая горная степь с миндалем, 11 IX 2004, № 9718, Н. С. Пробатова, В. П. Селедец.

Восточносибирско-восточноазиатский опушечно-луговой и скальный вид. На РДВ распространен в южной континентальной части региона. В литературе для *R. cordifolia* неоднократно указывали число хромосом, и только — 2n = 22, в том числе из Китая и Японии, а в Приморском крае этот вид был исследован А. П. Соколовской (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1968, 1984, 1988, 1990, 1991, 1998, 2003; Агапова и др., 1993). В Сибири вид исследован впервые.

SCROPHULARIACEAE

Limosella aquatica L., **2n = 36** (А. Г.). Иркутская обл., Тайшетский р-н, окр. пос. Старый Акульшет, лужа на лесной дороге, 27 VII 2006, № 328, А. Гнутиков, В. Чепинога.

Почти космополитный отмельный вид, выходящий и на морские побережья. Широко распространен в Сибири и на РДВ. Однолетник. Нами *L. aquatica* был исследован в бассейне Амура, напротив г. Хабаровска (2n = 40), и в литературе для вида приводится почти исключительно — 2n = 40, очень редко — 2n = 36 (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1985, 1988, 1994, 2000; Májovský et al., 1987; Агапова и др., 1993). В Сибири *L. aquatica* ранее не исследовали. Полученное число хромосом 2n = 36 нуждается в новых подтверждениях.

Scrophularia incisa Weinm., **2n = 24** (Э. Р.). Республика Бурятия, Прибайкальский р-н, окр. с. Турка, 161-й км трассы от г. Улан-Удэ, на дюнах, 11 IX 2004, № 9684, В. Чепинога.

Южносибирско-центральноазиатский скально-степной вид, считается полиморфным. Число хромосом у него ранее исследовали в Туве (Западный Саян) и на Алтае (2n = 24), из Прибайкалья было приведено 2n = с. 70, а из Монголии — 2n = с. 50 (см.: Агапова и др., 1993; Index.., 1996). Необходимо дальнейшее изучение вида.

SPARGANIACEAE

* *Sparganium rothertii* Tzvel., **2n = 30** (А. Г.). Иркутская обл., Зиминский р-н, пос. Щельбей, в воде старицы р. Зима, 12 VII 2005, № 201, А. Гнутиков, С. Росбах.

Восточносибирско-дальневосточный прибрежноводно-болотный вид. На РДВ он встречается редко и преимущественно в бассейне Амура. Мы не нашли в литературе данных для *S. rothertii*: этот вид нами, скорее всего, исследован впервые.

URTICACEAE

Urtica dioica L., 2n = 48 (А. Г.). Иркутская обл., Зиминский р-н, пос. Игнай, на улице у забора, 31 VII 2006, № 333, А. Гнутиков, В. Чепинога.

Европейско-средиземноморско-южносибирский вид, заносный во многих странах и континентах, активно распространяется человеком. На РДВ это редкое заносное растение (и здесь он еще не исследован). Вид хорошо изучен в различных частях его современного ареала, и установлено, что он очень полиморфный также и в кариологическом отношении: для него известны числа хромосом 2n = 24, 26, 32, 48, 52, 56; при этом наиболее часто приводят 2n = 48 и 52, а из Иркутской обл. было известно 2n = 52 (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1981, 1984, 1985, 1988, 1990, 1994, 1996, 1998, 2000, 2003; Májovský et al., 1987; Агапова и др., 1993). Возможно, что 2n = 48 является производным от тетраплоидного числа хромосом 2n = 52.

Благодарности

Авторы благодарят О. А. Аненхонова, И. В. Енущенко, С. С. Калюжного, С. Г. Кудрина, В. П. Селедца и других коллекторов за предоставленные для исследования некоторые живые и гербарные образцы, а также за содействие в нашей работе.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 98-04-49455, 05-05-64061, 07-04-00610).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агапова Н. Д., Архарова К. Б., Вахтина Л. И. и др. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: семейства *Aceraceae* — *Menyanthaceae*. Л., 1990. 509 с.

Агапова Н. Д., Архарова К. Б., Вахтина Л. И. и др. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: семейства *Moraceae* — *Zygophyllaceae*. СПб., 1993. 430 с.

Волкова С. А., Бойко Э. В., Гавриленко И. Г. Числа хромосом представителей некоторых семейств флоры Приморского края // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 2. С. 140—141.

Гурзенков Н. Н. Хромосомные числа некоторых растений Дальнего Востока // Биологические исследования на Горнотаежной станции. Вып. 2. Уссурийск, 1995. С. 129—139.

Жукова П. Г. Числа хромосом у некоторых видов семейства *Fabaceae* с Северо-Востока Азии // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 7. С. 925—932.

Красников А. А., Ломоносова М. Н. Числа хромосом представителей некоторых семейств сосудистых растений флоры Новосибирской обл. I // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 1. С. 116—118.

Крогулевич Р. Е., Ростовцева Т. С. Хромосомные числа цветковых рстений Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1984. 286 с.

Малаха Е. В. Числа хромосом некоторых видов из родов *Ranunculus* и *Batrachium* (*Ranunculaceae*) флоры советского Дальнего Востока // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 1. С. 121—122.

Павлова Н. С., Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Таксономический обзор семейства *Fabaceae*, числа хромосом и распространение на советском Дальнем Востоке // Комаровские чтения. Владивосток, 1989. Вып. 36. С. 20—47.

Пробатова Н. С. О систематическом положении *Poa irkutica* Roshev. // Новости систематики высших растений. 1973. Т. 10. С. 9—11.

Пробатова Н. С., Баркалов В. Ю., Рудыка Э. Г. Кариология флоры Сахалина и Курильских островов. Числа хромосом, таксономические и фитогеографические комментарии. Владивосток, 2007а. 392 с.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Баркалов В. Ю. и др. Числа хромосом сосудистых растений из заповедников Приморского края и Приамурья // Бот. журн. 2006а. Т. 91. № 7. С. 1117—1134.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Кожевников А. Е., Кожевникова З. В. Числа хромосом представителей флоры Приморского края // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 7. С. 1209—1217.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Кожевников А. Е. и др. Числа хромосом видов растений из Читинской области и Приморского края // Бот. журн. 2007б. Т. 92. № 8. с. 1255—1273.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Павлова Н. С. и др. Числа хромосом видов растений из Приморского края, Приамурья и Магаданской области // Бот. журн. 2006б. Т. 91. № 3. С. 491—509.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Соколовская А. П. Числа хромосом синантропных видов растений с Дальнего Востока России // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 5. С. 98—101.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Соколовская А. П. Числа хромосом сосудистых растений с островов залива Петра Великого и полуострова Муравьева-Амурского (Приморский край) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 5. С. 125—130.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Шаталова С. А. Числа хромосом некоторых видов флоры окрестностей г. Владивостока (Приморский край) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 1. С. 168—172.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Числа хромосом некоторых представителей семейств *Asclepiadaceae*, *Asteraceae*, *Boraginaceae*, *Chenopodiaceae*, *Lamiaceae*, *Oleaceae*, *Onagraceae*, *Scrophulariaceae*, *Solanaceae*, *Urticaceae* с Дальнего Востока СССР // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 11. С. 1619—1622.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П., Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений острова Кунашир, Курильские острова // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 11. С. 1675—1678.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П., Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений Дальнего Востока и других регионов СССР // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 8. С. 1174—1178.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П., Рудыка Э. Г., Шаталова С. А. Числа хромосом видов растений из бассейна реки Раздольная (Суйфун) в Приморском крае // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 12. С. 102—107.

Пробатова Н. С., Шатохина А. В., Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых двудольных флоры Амурской области // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 5. С. 779—792.

Рудыка Э. Г. Числа хромосом сосудистых растений из различных регионов СССР // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 12. С. 1783—1786.

Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений юга российского Дальнего Востока // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 2. С. 87—90.

Соколовская А. П., Пробатова Н. С. Числа хромосом сосудистых растений из Приморского края, Камчатской области, Приамурья и Сахалина // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 7. С. 997—999.

Соколовская А. П., Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых видов флоры советского Дальнего Востока из семейств *Actinidiaceae*, *Aristolochiaceae*, *Fabaceae*, *Ranunculaceae*, *Saxifragaceae* // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 2. С. 268—271.

Стародубцев В. Н., Миронова Л. Н. Числа хромосом видов рода *Iris* (*Iridaceae*) флоры Приморского края // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 1. С. 123.

Степанов Н. В. Числа хромосом представителей некоторых семейств высших растений // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 2. С. 113—114.

Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. Ан. А. Федорова. Л., 1969. 926 с.

Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

Цвелёв Н. Н. Сем. Ароидные — *Araceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 8. СПб., 1996. С. 358—364.

Чепинога В. В., Чепинога А. В. Кариологические исследования флоры Байкальской Сибири // V Междунар. совещ. и Школа молодых ученых по кариологии, кариосистематике и молекулярной систематике растений (Санкт-Петербург, 12—15 октября 2005 г.). Тез. докл. и стенд. сообщ. СПб., 2005. С. 104—105.

Шаталова С. А. Числа хромосом сосудистых растений Приморского края // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 1. С. 152—156.

Chromosome Index to Korean Native Plants — 2004. Korea Plant Chromosome Research Center. Chungnam National University. 2004. 172 p.

Index to plant chromosome numbers for 1966 / Ed. by R. Ornduff // Regnum Veg. (Utrecht, Netherlands). 1968. Vol. 55. 126 p.

Index to plant chromosome numbers 1975—1978 / Ed. by P. Goldblatt // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1981. Vol. 5. 553 p.

Index to plant chromosome numbers 1979—1981 / Ed. by P. Goldblatt // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1984. Vol. 8. 427 p.

Index to plant chromosome numbers 1982—1983 / Ed. by P. Goldblatt // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1985. Vol. 13. 224 p.

Index to plant chromosome numbers 1984—1985 / Ed. by P. Goldblatt // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1988. Vol. 23. 264 p.

Index to plant chromosome numbers 1986—1987 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1990. Vol. 30. 243 p.

Index to plant chromosome numbers 1988—1989 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1991. Vol. 40. 238 p.

Index to plant chromosome numbers 1990—1991 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1994. Vol. 51. 267 p.

Index to plant chromosome numbers 1992—1993 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1999. Vol. 58. 276 p.

Index to plant chromosome numbers 1994—1995 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1998. Vol. 69. 208 p.

Index to plant chromosome numbers 1996—1997 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 2000. Vol. 81. 188 p.

Index to plant chromosome numbers 1998—2000 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 2003. Vol. 94. 297 p.

Index to plant chromosome numbers 2001—2003 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 2006. Vol. 106. 242 p.

Lee Y. N. A cytotaxonomic study of *Vicia unijuga* complex in Korea // Korean Journ. Plant Taxonomy. 1972. Vol. 4, n 1—2. P. 1—5.

Májovský J., Murin A., Feráková V. et al. Karyotaxonomicky prehl'ad flory Slovenska. Bratislava: Veda, 1987. 436 p.

Probatova N. S., Barkalov V. Yu., Rudyka E. G., Pavlova N. S. Further chromosome studies on vascular plant species from Sakhalin, Moneron and Kurile Islands // Biodiversity and Biogeography of the Kuril Islands and Sakhalin / Ed. by H. Takahashi and M. Ohara. Vol. 2. Hokkaido University Museum, Japan. 2006. P. 93—110.

Probatova N. S., Barkalov V. Yu., Rudyka E. G., Shatalova S. A. Chromosome study on vascular plants of the Kurile islands // Nat. Hist. Res. [Chiba, Japan]. 2000. Special Issue n 7. P. 21—38.

Wang H., Li W.-L., Gu Z.-J., Chen Y.-Y. Cytological study on *Acorus* L. in southwestern China, with some cytogeographical notes on *A. calamus* // Acta Bot. Sin. 2001. Vol. 43. N 4. P. 354—358.

Yang Q.-E. Cytology of eleven species in the genus *Ranunculus* L. and five in its four related genera from China // Acta Phytotax. Sin. 2001. Vol. 39. N 5. P. 405—422.

SUMMARY

Chromosome numbers of 60 species of vascular plants from the Baikal Region (East Siberia) are presented, for 7 of them chromosome counts have been made for the first time: *Astragalus sericeocanus* Gontsch. (2n = 16), *Bromopsis korotkiji* (Drob.) Holub (2n = 56), *Deschampsia altaica* (Schischk.) Nikiforova (2n = 26), *D. turczaninowii* Litv. (2n = 26), *Dimorphostemon pectinatus* (DC.) Golubk. (2n = 14), *Puccinellia interior* Sörensen (2n = 28), *Sparganium rothertii* Tzvel. (2n = 30). Among the species studied, there are some endemics and rare species of the Baikal Region.

УДК 576.316.7 : 582.998 (571.6) Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 1

© С. А. Волкова, Э. В. Бойко

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *ASTERACEAE* ФЛОРЫ ПРИМОРСКОГО КРАЯ И АМУРСКОЙ ОБЛАСТИ

S. A. VOLKOVA, E. V. BOYKO. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME *ASTERACEAE* SPECIES FROM THE PRIMORYE TERRITORY AND AMUR REGION

Тихоокеанский институт биоорганической химии ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
Факс (4232) 314-050
E-mail: volkova_lana@mail.ru
Поступила 11.05.2007

Приведены числа хромосом (2n) для 19 видов растений из семейства *Asteraceae*.
Ключевые слова: числа хромосом, *Asteraceae*, Приморский край, Амурская область.

Настоящая статья является продолжением наших исследований хромосомных чисел представителей семейства *Asteraceae* (Волкова, Бойко, 1985, 1986, 1989). Для изучения хромосом использовали корневую меристему проростков, полученную при проращивании семян в чашках Петри в лабораторных условиях. Названия растений приведены по сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1992). Гербарные образцы изученных видов хранятся в Тихоокеанском институте биоорганической химии ДВО РАН (г. Владивосток). Знаком * отмечен вид, у которого число хромосом определено впервые.

Artemisia freyniana (Pamp.) Krasch., **2n = 18.** Приморский край, Хасанский р-н, пос. Андреевка, 2003, Э. Бойко.

A. rubripes Nakai, **2n = 16.** Приморский край, Хасанский р-н, пос. Андреевка, 2003, Э. Бойко.

A. umbrosa (Bess.) Turcz. ex DC., **2n = 54.** Приморский край, Хасанский р-н, пос. Андреевка, 2003, Э. Бойко.

Atractylodes ovata (Thunb.) DC., **2n = 24.** Приморский край, Надежденский р-н, ст. Сиреневка, 1998, Е. Зарембо.

Cirsium vlassovianum Fisch., **2n = 28.** Приморский край, Хасанский р-н, п-ов Гамова, 2003, Э. Бойко.

Doellingeria scabra (Thunb.) Nees, **2n = 18.** Приморский край, Хасанский р-н, пос. Андреевка, близ моря, 1999, Э. Бойко.

Erigeron ocharai (Nakai) Botsch., **2n = 18.** Приморский край, Хасанский р-н, пос. Андреевка, скалы у моря, 1999, Э. Бойко.

Galatella dahurica DC., **2n = 18.** Приморский край, Уссурийский р-н, с. Боневурово, 2002, Д. Басаргин.

Heteropappus hispidus (Thunb.) Less., **2n = 18.** Амурская обл., окр. г. Благовещенска, 1999, В. Старченко.

H. saxomarinus Kom., **2n = 18.** Приморский край, Хасанский р-н, пос. Андреевка, 1999, Э. Бойко.

Kalimeris integrifolia Turcz., **2n = 18.** Приморский край, Хасанский р-н, пос. Андреевка, 1999, Э. Бойко.

Rhaponticum uniflorum (L.) DC., **2n = 26.** Приморский край, Ольгинский р-н, гора Зарод (≈ 8 км западнее с. Веселый Яр), на выходах известняков, 1998, Э. Бойко, Р. Дудкин.

Rudbeckia hirta L., **2n = 38.** Приморский край, Хасанский р-н, пос. Андреевка, 2003, Э. Бойко.

Scorzonera albicaulis Bunge, **2n = 14.** Приморский край, Хасанский р-н, пос. Андреевка, 2003, Э. Бойко.

Serratula manshurica Kitag., **2n = 22.** Приморский край, бухта Лазурная, на склоне сопки, 1997, Е. Зарембо; Амурская обл., окр. г. Благовещенска, 1999, В. Старченко; Приморский край, Хасанский р-н, пос. Андреевка, 2006, Э. Бойко.

Sonchus arenicola* Worosch., **2n = 18. Приморский край, Хасанский р-н, пос. Андреевка, 2003, Э. Бойко.

Synurus deltoides (Ait.) Nakai, **2n = 26.** Приморский край, Хасанский р-н, пос. Андреевка, 1998, Е. Зарембо.

Tephroseris flammea (Turcz. ex DC.) Holub, **2n = 48.** Приморский край, Хасанский р-н, пос. Андреевка, 2003, Э. Бойко.

Turczaninowia fastigiata (Fisch.) DC., **2n = 18.** Амурская обл., окр. г. Благовещенска, 1999, В. Старченко.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Интеграционного проекта СО РАН и ДВО РАН № 06-II-CO-05-021.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Волкова С. А., Бойко Э. В. Числа хромосом некоторых видов семейства *Asteraceae* из южной части советского Дальнего Востока // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 7. С. 1000—1001.

Волкова С. А., Бойко Э. В. Числа хромосом некоторых видов семейства *Asteraceae* из южной части советского Дальнего Востока // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 12. С. 1694.

Волкова С. А., Бойко Э. В. Числа хромосом представителей некоторых семейств флоры советского Дальнего Востока // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 12. С. 1810—1811.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1992. Т. 6. 428 с.

SUMMARY

Chromosome numbers (2n) of 19 *Asteraceae* species from Primorye Territory and Amur Region are presented.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2008. Т. 93. № 1)

Стр.

PLANTAE VASCULARES

Ligularia Cass. Sect. Stenostegia subsect. Erectae (H. Koyama) I. D. Illar. comb. et stat. nov. 39
Swartrieae DC. trib. Aldineae M. Gonczarov et Yakovl. stat. nov. 125
Geranium probatovae Tzyrenova **sp. nov.** 137
Geranium pissjaukovae Tzyrenova **sp. nov.** 138

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

Представляемые работы должны содержать новые, ранее не публиковавшиеся данные. Решение о публикации принимается редакционной коллегией журнала после рецензирования, с учетом научной зависимости и актуальности представленных материалов.

Объем рукописи (включая таблицы, список литературы, подписи к рисункам и рисунки): для обзорных статей — до 30 стр., для оригинальных статей, сообщений, систематических обзоров — 25, описания новых таксонов, флористических находок, охране растительного мира — 15, для хроники и рецензий — 5—6 стр. Объем рисунков не должен превышать 1/4 объема статьи.

Общий порядок расположения частей статьи

1. УДК.
2. Инициалы, фамилия автора.
3. Название статьи.
4. Инициалы, фамилия автора и название статьи на английском языке.
5. Название учреждения, где выполнялась работа, и его почтовый адрес, включая факс и адрес электронной почты.
6. Аннотация (не более 15 строк).
7. Ключевые слова.
8. Текст статьи: Цели и задачи исследования, Материал и методика, Результаты и их обсуждение, Выводы.
9. Благодарности.
10. Список литературы (с новой страницы).
11. Таблицы (каждая на отдельном листе).
12. Подписи к рисункам (на отдельном листе).
13. Рисунки.
14. Резюме на английском и русском языках (до 1 страницы).

При оформлении систематических обзоров и описании новых таксонов необходимо пользоваться правилами Международного кодекса ботанической номенклатуры.

Таблицы нумеруются в порядке упоминания их в тексте, каждая таблица имеет свой заголовок. На полях рукописи (слева) карандашом указываются места расположения таблиц при первом упоминании их в тексте. Все сокращения, использованные в таблице, должны быть пояснены в Примечании, расположенном под ней.

Иллюстрации (рисунки, диаграммы, графики, фотографии) представляются в двух экземплярах с приложением подписей на отдельной странице. На обороте каждого рисунка и фотографии карандашом указываются фамилии авторов и номер рисунка, обозначаются верх и низ. Рисунки нумеруются в порядке упоминания в тексте. На полях статьи (слева) указываются карандашом места их расположения (при первом упоминании). Иллюстрации объектов, исследованных с помощью микроскопа (светового, электронных — трансмиссионного и сканирующего), должны сопровождаться масштабными линейками, причем в подрисуночных подписях надо указать длину линейки.

Ссылки на работы приводятся в хронологическом порядке опубликования, например: (Schaft, 1931; Carniel, 1961; Алексеев, 1987; Романов и др., 1996; Сравнительная..., 1999).

Примеры библиографического описания.

Для монографий:

Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 448 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Изд. 2. Баку, 1940. Т. 2. 284 с.

Определитель растений Мещеры / Под ред. В. Н. Тихомирова. М., 1986. Ч. 1. 240 с.; 1987. Ч. 2. 224 с.

Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. А. А. Федорова. Л., 1969. 926 с.

Грейтер В. и др. Международный кодекс ботанической номенклатуры (Сент-Луисский кодекс) / Пер. с англ. СПб., 2001. 210 с.

Cronquist A. The evolution and classification of flovering plants. 2nd ed. New York, 1988. 555 p.

Для журналов:

Князев М. С. Новый вид рода *Veronica* (*Scrophulariaceae*) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 9. С. 116—119.

Inamdar I. A., Murty G. S. Vein-endings of some *Solanaceae* // Proc. Ind. Acad. Sci. 1981. Vol. 90. N 1. P. 33—56.

При описании таксонов, оформлении таксономических обзоров и обсуждении номенклатурных вопросов авторы должны строго следовать «Международному кодексу ботанической номенклатуры (Сент-Луисский)». СПб., 2001, с учетом изменений и дополнений, принятых на XVII МБК в Вене, в 2005 г. (см.: Егорова Т. В. Об основных номенклатурных предложениях по дополнению и изменению «Международного кодекса ботанической номенклатуры», принятых на заседаниях Номенклатурной секции XVII Международного ботанического конгресса, 12—16 июля 2005 г., Вена // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 8. С. 1232—1241). Статьи с материалами о новых таксонах должны иметь латинский и русский тексты их описаний. Для палеоботанических работ описание должно быть представлено на латинском или английском языках и сопровождаться текстом на русском языке.

Статьи с материалами о новых таксонах обязательно должны сопровождаться присылкой типа или изотипа этих таксонов. Гербарий присылать ответственному секретарю Редакционной коллегии Малышевой Н. В. Далее он передается на хранение в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE).

Электронная копия рукописи. К 2 экземплярам рукописи, подписанной авторами, необходимо приложить дискету с файлом статьи в формате Word for Windows. Иллюстрированный материал (рисунки, фотографии и пр.) нужно представить на дискетах или CD-дисках в виде отдельных файлов с обязательной их распечаткой или с приложенными оригиналами. Цифровые изображения, представляемые в виде файлов, принимаются на носителях: Floppy 3.5″, CD, MO (до 640 Мб), ZIP (до 100 Мб), Flash. Носитель информации должен читаться компьютерной платформой PC.

Информацию о «Ботаническом журнале» можно найти в Internet на сайте: http://binran.ru. Адрес электронной почты издательства и редакции: main@naukaspb.spb.ru (с указанием — для «Ботанического журнала»).

Статьи следует направлять по адресу:

Редакция «Ботанического журнала»
Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
Менделеевская линия, 1
Санкт-Петербург
199034

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2008. VOL. 93. N 1)

Page

COMMUNICTIONS

Nadyeina O. V. The lichens of the Proval'e Steppe (Ukraine) 3
Kuz'min S. R., Vaganov E. A., Kuz'mina N. A., Milyutin L. I. Specificity of wood tracheids of *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) climatypes in the provenance trial 10
Illarionova I. D. Morphological and anatomical structure of achenes in *Ligularia* species (*Asteraceae*, *Senecioneae*) 22
Mikhailova M. A., Khodorova N. V. On the carpology of the *Corydalis* species (*Fumariaceae*) 42
Chinenko S. V. The comparison of local floras of the eastern part of the northern coast of Kola Peninsula with local floras of adjacent regions 60
Fedorov N. I., Redkina N. N., Mikhailenko O. I., Yanbaev Yu. A. Geographical allozyme variability of populations of *Aconitum lycoctonum* (*Ranunculaceae*) in the Southern Urals 81
Kiseleva M. A., Kotlova E. R. The effect of long-term phosphate starvation on the membrane lipids of free-living and symbiotic *Pseudococcomyxa* (*Chlorophyta*) 88
Gontcharova S. B., Gontcharov A. A., Stephenson R. Analysis of phylogenetic relationships in the family *Crassulaceae* based on comparisons of ITS region of nuclear rDNA 97

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

Goncharov M. Yu., Yakovlev G. P., Povydysh M. N. A review of the tribe *Swartzieae* s. l. (*Fabaceae*) 114
Tzyrenova D. Yu. Two new species of the genus *Geranium* (Geraniaceae) from the Amur River basin 137

FLORISTIC RECORDS

Urbanavichus G. P., Urbanavichene I. N. *Collema euthallinum* (*Collemataceae*) and *Caloplaca pellodella* (*Teloschistaceae*) in the lichen flora of Russia 141

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH

Volkova P. A. Changes of size and shape of pollen grains and leaves after traditional methods of treatment of fresh plant material, with *Nymphaea* species (*Nymphaeaceae*) as an example 145

PROTECTION OF PLANT WORLD

Khlyzova N. Yu. New data on distribution of rare species of aquatic plants in the Central Black Soil Region 153

CHROMOSOME NUMBERS

Sedel'nikova T. S., Pimenov A. V., Onuchin A. A., Jankovska V. Chromosome numbers of some coniferous species in arboretums and recreation parks 157

Lauve L. S., Burundukova O. L., Muzarok T. I., Zhuravlev Yu. N. Chromosome numbers of *Panax ginseng* (*Araliaceae*) 158

Probatova N. S., Gnutikov A. A., Rudyka E. G., Chepinoga V. V. Chromosome numbers of some plant species from Baikal Siberia 162

Volkova S. A., Boyko E. V. Chromosome numbers of some *Asteraceae* species from the Primorie Territory and Amur Region 181

Index of new plant names 184

Rules for the authors 185

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2008. Т. 93. № 1)

Стр.

СООБЩЕНИЯ

Надеина О. В. Лишайники Провальской степи (Украина) 3

Кузьмин С. Р., Ваганов Е. А., Кузьмина Н. А., Милютин Л. И. Особенности трахеид древесины у климатипов *Pinus sylvestris* L. (*Pinaceae*) в географических культурах 10

Илларионова И. Д. Морфологическое и анатомическое строение семянок видов *Ligularia* (*Asteraceae*, *Senecioneae*) 22

Михайлова М. А., Ходорова Н. В. К карпологии видов *Corydalis* (*Fumariaceae*) . . 42

Чиненко С. В. Сравнение локальных флор восточной части северного побережья Кольского полуострова с локальными флорами соседних регионов 60

Федоров Н. И., Редькина Н. Н., Михайленко О. И., Янбаев Ю. А. Географическая изменчивость аллозимов *Aconitum lycoctonum* (*Ranunculaceae*) на Южном Урале 81

Киселева М. А., Котлова Е. Р. Влияние длительного фосфорного голодания на мембранные липиды свободноживущего и симбиотических видов *Pseudococcomyxa* (*Chlorophyta*) 88

Гончарова С. Б., Гончаров А. А., Стефенсон Р. Анализ филогенетических связей в семействе *Crassulaceae* на основании сравнения нуклеотидных последовательностей ITS региона ядерной рДНК 97

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Гончаров М. Ю., Яковлев Г. П., Повыдыш М. Н. Обзор трибы *Swartzieae* s. l. (*Fabaceae*) 114

Цыренова Д. Ю. Два новых вида рода *Geranium* (*Geraniaceae*) из бассейна реки Амур 137

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Урбанавичюс Г. П., Урбанавичене И. Н. *Collema euthallinum* (*Collemataceae*) и *Caloplaca pellodella* (*Teloschistaceae*) в лихенофлоре России 141

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Волкова П. А. Изменения размеров и формы пыльцы и листьев при традиционных способах обработки живого материала на примере видов *Nymphae* (*Nymphaeaceae*) 145

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

Хлызова Н. Ю. Новые сведения о распространении редких видов водных растений в Центральном Черноземье 153

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

Седельникова Т. С., Пименов А. В., Онучин А. А., Янковска В. Числа хромосом некоторых видов хвойных в дендрариях и парковых насаждениях 157

Лауве Л. С., Бурундукова О. Л., Музарок Т. И., Журавлев Ю. Н. Числа хромосом женьшеня *Panax ginseng* (*Araliaceae*) 158

Пробатова Н. С., Гнутиков А. А., Рудыка Э. Г., Чепинога В. В. Числа хромосом видов растений из Байкальской Сибири 162

Волкова С. А., Бойко Э. В. Числа хромосом некоторых видов семейства *Asteraceae* флоры Приморского края и Амурской области 181

Указатель новых названий растений 184

Правила для авторов 185

Вниманию авторов

XII СЪЕЗД РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

будет проходить в **г. Петрозаводске 22—27 сентября 2008 г.**

Планируется заслушать обзорные и проблемные доклады ведущих специалистов по следующим направлениям (секциям):

1. **Структурная ботаника**
2. **Эмбриология растений**
3. **Экологическая физиология и биохимия растений**
4. **Альгология и гидроботаника**
5. **Микология и лихенология**
6. **Высшие растения:** *подсекции* — молекулярной систематики и биосистематики
    - — бриологии
    - — систематики сосудистых растений
    - — сравнительной флористики
    - — палеоботаники
7. **Геоботаника:** *подсекции* — фитоценологии
    - — лесоведения
    - — болотоведения
    - — географии и картографии растительного покрова
8. **Интродукция растений и охрана растительного мира**
9. **Ботаническое ресурсоведение.**

Работа флористической подсекции секции высших растений будет организована в форме очередного рабочего совещания (школы) по сравнительной флористике.

Работа секций может быть организована в форме симпозиума и дискуссий (круглых столов).

АДРЕС ОРГКОМИТЕТА:
197376, С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2, Русское Ботаническое общество
E-mail: botany2008@yandex.ru
Тел. (812)346-47-53
Интернет-адрес: http://www.krc.karelia.ru/events/rbo
http://www.rbo.binran.ru

РАБОЧИЙ ЯЗЫК СЪЕЗДА: русский.
ФОРМА УЧАСТИЯ: устный доклад, стендовое сообщение.

Предполагается публикация материалов докладов объемом **до 4 страниц**.

Регистрационную форму и материалы доклада необходимо отправить в электронном и бумажном вариантах с указанием шифра «***Съезд***» по адресу **197376, С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2, Русское Ботаническое общество**, а также по электронной почте **botany2008@yandex.ru**

ВНИМАНИЮ ПРЕДСЕДАТЕЛЕЙ И УЧЕНЫХ СЕКРЕТАРЕЙ ОТДЕЛЕНИЙ РБО

Для решения организационных вопросов и выборов руководящих органов Русского ботанического общества региональные и местные отделения РБО делегируют на Съезд своих представителей (**один делегат от десяти членов РБО**). Списки делегатов и выписки из протокола общего собрания отделения об их выдвижении должны быть представлены в РБО (по адресу: 197376, С.- Петербург, ул. Проф. Попова, 2, Русское Ботаническое Общество) до **1 мая 2008 г.**

Делегатами или участниками Съезда могут быть **члены** Русского ботанического общества, не имеющие задолженности по уплате членских взносов.

КЛЮЧЕВЫЕ ДАТЫ

Окончание предварительной регистрации **1 января 2008 г.**

Окончание приема материалов и формирование программы пленарных и проблемных секционных заседаний **15 февраля 2008 г.**

ТРЕБОВАНИЯ К ОФОРМЛЕНИЮ МАТЕРИАЛОВ ДЛЯ ПУБЛИКАЦИЙ

Материалы докладов объемом не более 4 стр. представляются в оргкомитет в **печатном и электронном** виде. Материалы, присланные только в печатном или только электронном варианте, а также оформленные не по правилам, приниматься к публикации не будут.

Печатный вариант: 1 экземпляр, с хорошо читаемым шрифтом.

Электронный вариант: по электронной почте. Текстовый редактор: Word for Windows. Имя файла — начальные буквы фамилии первого автора латинским шрифтом (до 8 символов).

Оформление: Через один интервал, гарнитура *Times New Roman*, кегль 12, выравнивание по ширине, переносы расставляются автоматически, не более четырех подряд; абзац 1.25 см, поля: слева 3 см, справа 1.5 см, сверху 2 см, снизу 3 см.

Название — прописными буквами, кегль 14, полужирный, выравнивание по центру

Фамилия, имя, отчество автора(ов) — кегль 12, выравнивание по центру
Город, название организации — кегль 12, курсивом, выравнивание по центру.

Текст материала — кегль 12, межстрочный интервал одинарный. Символы вставляются из набора гарнитуры Symbol 11, формульные записи редактируются в Microsoft Equation.

Список литературы: обязателен, оформляется по правилам «Ботанического журнала».

Иллюстративный материал: таблицы (в Word), карты, диаграммы, рисунки — в графическом формате jpg, вставленные в текст.

Один автор может представить для публикации в Материалах Съезда только одну работу.

Оргкомитет оставляет за собой право отклонять тезисы, не соответствующие научному уровню и тематике Съезда, а также правилам оформления.

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2008. Т. 93. № 1. 1—192.